P. 260 (2 ex.)

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique

TOME XXI

Michel GUÉDÈS

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE DU PHYLLOME

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1972

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
Série B. Botanique. Tome XXI. — 1972

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE DU PHYLLOME

par

Michel GUÉDÈS

TABLE ANALYTIQUE

Pages

INTRODUCTION 5

PREMIÈRE PARTIE : LES PHYLLOMES VÉGÉTATIFS 9

Chap. I : LES COTYLÉDONS ET LES FEUILLES PRIMORDIALES 9

Chap. II : LES FEUILLES VÉGÉTATIVES 12

1. La feuille d'Abricotier 14
2. La feuille d'Ancolie 17
3. Comparaison avec d'autres exemples de nervation 23
4. Cas des Monocotylédones 24
   a. La feuille de Tulipe 24
   b. La feuille des Graminées 24
   c. Cas général. Comparaison avec les feuilles monocotylédonoïdes de *Dicotylédones* 26
5. Conclusions sur l'architecture de la lame foliaire 29
6. Les stipules 30
7. L'unifacialité dans la feuille 32
   a. La feuille de *Ginkgo biloba*. Le problème des cataphylles pétiolaires 33
   b. La feuille d'*Aristolochia clematitis* 39
   c. Les feuilles de *Dioscorea bulbifera* et *Tamus communis* 41
   d. Les feuilles à portion supérieure unifaciale et à gaine fermée de deux *Alliums* 42
   e. La formation de la stipule médiane des Joncacées 44
   f. La stipule ligulaire des Graminées et des Cypéracées 45
   g. La feuille de *Smilax officinalis* et ses vrilles stipulaires 48
   h. La stipule ligulaire de *Drosera rotundifolia* 48
   i. L'unifacialité dans la feuille composée. La peltation intralaminaire et l'interprétation des stipelles de *Thalictrum* 49

Chap. III : LES PRÉFEUILLES. LE CAS DE LA PRÉFEUILLE DES MONOCOTYLÉDONES 56

1. La préfeuille de *Zebrina pendula* 56
2. La préfeuille de *Juncus lampocarpus* 57

Chap. IV : CONCLUSION SUR LES PHYLLOMES VÉGÉTATIPS 58

DEUXIÈME PARTIE : LES PHYLLOMES BRACTÉAUX ET FLORAUX 60

Chap. I : LES BRACTÉES 60

Les bractées et les sépales de quelques Éricacées 62

Chap. II : LES PHYLLOMES FLORAUX. LES SÉPALES 67

1. Les sépales de *Trifolium repens* 67

BIBL. DU

Source : MNHN, Paris

2. Les sépales de *Convolvulus arvensis* 68
3. Les sépales d'*Aquilegia vulgaris* 69
4. Les pièces périanthaires de la Tulipe 70

Chap. III : Les pétales 72

1. Les pétales de deux Convolvulacées 72
   a. *Convolvulus arvensis* 72
   b. *Merremia angustifolia* 73
2. Les pétales d'Ancolie 73
3. Les pétales de *Trifolium repens* 73
4. Les pétales de *Nerium oleander* 74
5. Les pétales de *Billbergia nutans* 74
6. Les tépales de Narcisse et l'interprétation de la paracorolle 75
7. L'étendard des *Wisteria* et *Lathyrus* et sa ligule vraie 78
8. Les pétales des Caryophyllacées Silénoïdées et leur stipule ligulaire 82

Chap. IV : Les étamines et les stamino-carpelles 88

1. L'étamine de Tulipe 94
2. Homologies de l'étamine et de la feuille végétative 97
   Cas de *Merremia angustifolia* 97
3. Homologies de l'étamine et du pétale 98
4. L'étamine extrorse d'*Eschollzia californica* 100
5. Homologies de l'étamine et du carpelle. Les stamino-carpelles 107
   a. Cas de *Sempervivum tectorum* 107
   b. Cas de la Tulipe 109
   c. Cas de *Veronica subsessilis* 114
6. Le sac pollinique et la rangée d'ovules 124

Chap. V : Les carpelles et les ovules 126

1. Organisation générale du carpelle 127
   a. Cas des Crucifères 127
   b. Cas de *Prunus paniculata* 128
   c. Cas de l'Ancolie 129
   d. Cas de *Merremia angustifolia* 130
   e. Cas de la Tulipe 130
   f. Cas de *Trifolium repens* 132
2. La morphologie du style et la situation des tissus conducteur et récepteur 136
   L'unifacialité du style des gynécées syncarpes. La notion de septum apical 139
3. La notion de replum 141
4. La notion de carpelle condupliqué 141
5. La notion de carpelle pelté 142
6. L'interprétation de l'ovule et du placenta 144
   a. Cas de l'Ancolie 146
   b. Cas d'*Helleborus foetidus* 146
   c. Cas des Crucifères 148
   d. Cas de *Datura stramonium* 148
   e. Cas de *Merremia angustifolia* 150
   f. Interprétation générale 150
7. Les placentas massifs 154

Troisième partie : Considérations générales et conclusions 157

Chap. I : La constitution du végétal et les théories phytonaires 157

Chap. II : Essai d'interprétation phylogénique 164

Chap. III : La conception goethéenne et l'*Urpflanze* 166

Travaux cités 168

***

Source : MNHN, Paris

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES

A appendices basaux de l'anthère.
Ap appendices placentaires.
Ar archéspore.
At appendice terminal de l'anthère.
a, b, c, a′, b′, c′ faisceaux ventraux inversés de limbes unifaciaux (*Allium, Oxychloe*).
Bm bourrelet diplophylle médio-ventral.
C collerette stipellaire.
Cr crête tissulaire dorsale (feuille de *Dioscorea*).
E éperon.
e écailles stipellaires axillaires.
Ec écailles nectarifères.
Ei écailles stipellaires inférieures.
Es écailles stipellaires supérieures.
Et étamine.
Fi faisceaux inversés.
Fo faisceaux funiculaires dans les placentas massifs.
fa faisceaux adaxiaux inversés du pétiole bifacial.
fm fausse marge.
fs faisceaux stipulaires.
fv faux faisceau ventro-médian.
G gynophore.
g glumelle.
Gl glume.
gl glande.
L, L′ faisceaux latéraux (= *1, 1′*).
L_1 faisceau latéral irriguant avec *L* le replum de *Geranium*.
Lo lame antérieure.
Lb lame basale de l'ovule virescent.
Lb′ prolongement de la lame basale au-delà du tégument interne.
Lc lobe coronal.
Lo lame ovulaire.
Lp lame postérieure.
lv ligule vraie.
M faisceau médian.
Ma, M′a faisceaux intermédiaires entre *M* et *1* ou *1′*.
Mb, M′b faisceaux intermédiaires entre *Ma* et *1* ou *M′a* et *1′*.
Ml, Ml′ faisceaux médio-latéraux (= *Ma*).
m marge membraneuse.
mi micropyle.
mv marge vraie.
Mp métaphloème.
Mu mucron terminal de la feuille (*Vorläuferspitze*).
Mx métaxylème.
N nucelle.
O faisceau ovulaire.
Or oreillette limbaire.
Os oreillette stipellaire dorsale.
Ov ovule.
ov ovule porté par un carpellule ovulaire.
P, P′ faisceaux placentaires.
p pétiole.
Par faisceau pariétal (= *L*, ou *1*).
Pi ligne de poils médio-ventraux.
Pp protophloème.
Px protoxylème.
po poils.
R faisceau du replum.
S stipule.
Sa sac pollinique antérieur.
Sap septum apical.
Scm scyphie mérophylle.
Sl faisceau synlatéral.
Sm stipule médiane.
Sp sac pollinique postérieur.
T appendice ligulaire dorsal de la feuille de Riz.
Tc tissu conducteur.
Te tégument ovulaire externe.
Ti tégument ovulaire interne.
Tr tissu récepteur.
V faisceau ventral (placentaire) commun à deux carpelles (*Veronica*).
V′ faisceau ventral d'un carpelle surnuméraire (*Veronica*).
Vm faisceau ventro-médian.
Vm′ faisceau ventro-médian secondaire.
Vr vrille.
1, 2, 3, 1′, 2′, 3′, ... faisceaux latéraux principaux d'un phyllome situés à gauche et à droite du faisceau médian. *1* et *1′* correspondent aux faisceaux latéraux ou pariétaux du carpelle, *2* et *2′* à ses placentaires.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Ce travail, synthétisant les résultats de nos observations des sept dernières années, est consacré à l'examen des homologies entre les « appendices » du végétal angiosperme, ou *phyllomes*, que nous admettons appartenir tous à une même catégorie morphologique, dans la perspective de la conception goethéenne et candollléenne classique.

Les données historiques et méthodologiques concernant cette doctrine auraient leur place dans cette introduction. Cependant il a semblé nécessaire d'entrer à ce sujet dans des développements assez longs, de sorte que l'exposé en résultant a pu faire l'objet d'un travail spécial dont la publication sous forme d'articles a commencé (Guénès, 1969 d, 1970 a, 1971 a et b). C'est là en particulier qu'on trouvera les raisons qui nous font admettre les vues classiques comme données dans le présent travail.

Nous avons cherché à examiner des cas variés, pris dans des plantes systématiquement éloignées, pour montrer la grande unité morphologique des divers phyllomes. Il est très intéressant par exemple de mettre en évidence l'identité d'organisation d'une étamine de Liliacée ou d'Amaryllidacée avec celle d'une étamine de Convolvulacée. Nous avons aussi cherché à trouver dans des phyllomes végétatifs des types d'organisation qui y sont rares, mais sont répandus dans les phyllomes floraux. Ainsi, c'est chez une Polygonacée brésilienne et africaine qu'il faut aller chercher, à l'état végétatif, une structure diplophylle qui est bien plus commune dans les pétales de diverses plantes.

De ces préoccupations, il peut résulter l'impression d'observations assez décousues. Nous pensons qu'en fait les objets divers examinés montrent une remarquable unité dans leur variété et que ces observations pourront apporter une justification supplémentaire à l'emploi de la méthode typologique en morphologie comparée.

Suivant en cela l'exemple de nos Maîtres, P. Gavaudan et P. Dupuy, nous avons aussi fait largement état de faits tératologiques et des conclusions qu'on peut en tirer. Nous avons exposé ailleurs les raisons qui les rendent si précieux (Guénès, 1966 a, 1970 a).

Une bonne partie de ces observations a été effectuée au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire naturelle où nous avons été accueilli à partir de 1967 par M. P. Jovet, dans le cadre du Centre national de Floristique. Cet utile organisme, alors hébergé dans les locaux de la Chaire de Phanérogamie grâce à la bienveillance de M. le Pr Aubréville, est hélas maintenant démantelé. Par bonheur, M. le Pr J.-F. Leroy, qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse en décembre 1968, a bien voulu nous permettre de continuer à utiliser les ressources du Laboratoire de Phanérogamie qu'il dirige maintenant. C'est pour nous un bien agréable devoir que de lui exprimer toute notre gratitude.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

« Les membres d'une même classe... se ressemblent par le plan général de leur organisation. Cette ressemblance est souvent exprimée par le terme d'« unité de type »... L'ensemble de ces questions prend le nom de *morphologie*, et constitue une des parties les plus intéressantes de l'histoire naturelle, dont elle peut être considérée comme l'âme. »

Ch. Darwin, *l'origine des espèces...*, traduit par E. Barbier
Paris, 1876, p. 512.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

LES PHYLLOMES VÉGÉTATIFS

Chapitre 1

LES COTYLÉDONS ET LES FEUILLES PRIMORDIALES

Nous n'ayons pas à rapporter sur ces phyllomes d'observations personnelles et nous nous contenterons donc d'indications bibliographiques.

La morphologie des cotylédons des Dicotylédones a été assez peu étudiée. L'ouvrage de Lubbock (1892) renferme les observations les plus nombreuses à ce sujet. Les travaux de Winkler (1873 a et b, 1882), Klebs (1881-1885) et Kauffholz (1888) sont aussi à utiliser. Le sujet est évidemment abordé dans les traités de Goebel (1933) et de Velenovský (1907) mais non dans la Morphologie de Troll (1935-1945) dont la partie consacrée à l'embryon et à la plantule n'a pas paru. Toutefois, des germinations y sont étudiées à propos d'autres problèmes.

Les cotylédons sont très généralement entiers, même si la plante a des feuilles composées. Il y a quelques exceptions (Renonculacées, Géraniacées, Tiliacées, Crucifères, Juglandacées, etc.). Il semble que les cotylédons correspondent le plus souvent au limbe foliaire, plus précisément à la partie terminale de celui-ci. Le fait est très net dans plusieurs Onagracées (Lubbock, 1892, p. 553 ; Goebel, 1933, p. 1426 ; Velenovský, 1907, p. 287) ; la partie du limbe sous-jacente à celle qui forme la lame du cotylédon se développe alors après la germination, et le cotylédon devient très semblable aux feuilles primordiales ; la partie déjà existante dans la graine forme le sommet d'une feuille lancéolée verte, chez *Oenothera bistorta* Nutt. ou *tenella* Cav. par exemple. Le cotylédon de la graine est comparable à la pointe foliaire (*Vorlaüferspitze*), comme le remarque Goebel. La même chose se voit chez *Halorrhagis alata* Jacq. et chez les macrocotylédons des *Streptocarpus*, en particulier de *S. caulescens* Valke (Schenk, 1942).

Chez *Lepidium sativum* L., Troll (1950) a montré que les deux folioles latérales du cotylédon trifoliolé correspondent aux deux folioles *supérieures* de la feuille végétative dont le développement est basipète (fig. XXVI/18-19).

Chez *Tilia plotyphyllos* Scop., *T. tomentosa* Moench et *T. mongolica* Maxim., il a vu que le cotylédon possède un pétiole et un limbe profondément découpé, correspondant à la partie supérieure de la feuille végétative, dont le développement est aussi basipète ; les deux lobes inférieurs des cotylédons correspondent aux deux nervures latérales primaires de la feuille (fig. XXV/7-8) ; il s'ajoute deux petits lobes inférieurs dans le cotylédon de *T. mongolica*, et ils correspondent aux deux nervures secondaires de la feuille végétative. Mais la croissance intercalaire du cotylédon est bien moins importante que celle de la feuille végétative. La même chose se voit chez *Coffea arabica* L. et *Gossypium herbaceum* L. Dans le second cas, d'après la figure de Troll, les cotylédons pétiolés semblent posséder un limbe correspondant parfaitement à celui de la feuille végétative.

Il semble aussi que la base foliaire (*Unterblatt*) ne prenne pas part à la formation du cotylédon, qui comporte le plus souvent un pétiole et un limbe. On sait qu'il peut acquérir après la germination la morphologie et la taille d'une feuille végétative ordinaire chez *Cyclamen* ou *Streptocarpus* (voir Schenk,

Source : MNHN, Paris

1942). L'anisocotylie de ces plantes, ainsi que celle de *Trapa natans* L., de *Peperomia*, etc. est classique. Les cotylédons forment très généralement un verticille dimère, mais ils sont séparés par un entre-nœud («mésocotyle») chez *Chirita horsfeldii* R. Br., *Klugia zeylanica* Gardn. ou *Streptocarpus* (Schenk, 1942).

Les cotylédons apparaissent donc comme des formes réduites de phyllomes, qui, dans certaines plantes, acquièrent après la germination un développement qui se rapproche de celui de la feuille végétative.

P. Bugnon, toutefois, a étudié la morphologie des cotylédons de *Mercurialis annua* L. (1923 a), de *Lupinus angustifolius* L. (1923 b) et de *Crataegus monogyna* Jacq. (1928 b), et il a conclu que dans ces trois cas, la lame cotylédonaire correspond à la fois au limbe, au pétiole, et à la base de la feuille végétative. C'est l'ensemble de la lame foliaire qui formerait les cotylédons, qui seraient alors ce que P. Bugnon appelait des « protophyllodes ».

Chaque cotylédon de *Fagopyrum esculentum* Moench présente un limbe et un pétiole muni à sa base d'une gaine unie à celle de l'autre cotylédon (Velenovský, 1907, p. 291). L'unique cotylédon de *Dicentra cucullaria* Bernh. possède aussi une sorte de gaine, qui a peut-être la valeur d'une base (Irmisch, 1862).

Certains cotylédons sont apparemment hypopeltés (cas du Chêne, du Hêtre, des Méliacées, voir C. de Candolle, 1899), c'est-à-dire à pétiole cotylédonaire inséré sur la face apparemment adaxiale du cotylédon. D'après Troll (1932 a), toutefois, il ne s'agit pas de peltation véritable, mais d'une hypertrophie de la base du limbe du cotylédon, comparable à celle de la région inférieure de la feuille de certains *Sedum*, hypertrophie liée à l'accumulation de réserves.

La nervation des cotylédons a été figurée dans de nombreux cas par Gravis (1943). Le plus souvent, le cotylédon possède trois faisceaux principaux, un médian et deux latéraux, rattachés au médian ou indépendants jusque dans l'hypocotyle. Le médian manque chez *Quercus* et *Fagus*, tandis qu'il existe chez *Castanea*, *Corylus* et *Carpinus*. Le convergent formant le faisceau médian est souvent peu accéléré, de sorte que ce faisceau comporte deux régions ligneuses (structure intermédiaire) sur toute la longueur du pétiole cotylédonaire (*Polygonum*, *Phytolacca*, *Amaranthus*, *Aesculus*, *Ricinus*, *Raphanus*, etc.) ou même sur presque toute la longueur du limbe (*Mirabilis*). Il faut se garder d'interpréter cela comme une double trace médiane. Il est probable que plusieurs des cas de traces médianes doubles signalés par Bailey (1956) appartiennent en fait à ce type peu accéléré.

L'action de l'acide 2-4 dichlorophénoxyacétique soit sur des plantules (Gavaudan et coll., 1953), soit sur des graines, ou encore l'étude de la germination de graines issues de fleurs traitées par cette substance (Haccius et Trompeter, 1960 ; Haccius et Frey, 1965) permet d'observer des anomalies cotylédonaires : pléiocotylie, soudure des cotylédons entre eux (gamocotylie) ou avec les premières feuilles. Gavaudan et coll. (1953) ont décrit dans ces cas des fusions de faisceaux cotylédonaires latéraux, qu'ils rapprochent très justement de celles qu'on trouve dans les verticilles floraux à pièces unies.

La gamocotylie se trouve normalement dans plusieurs familles (Ombellifères, Renonculacées, etc. ; voir Gavaudan et coll., 1953). En particulier, *Eranthis hiemalis* (L.) Salisb. sur lequel Haccius et ses élèves ont expérimenté, a ses pétioles cotylédonaires soudés, et le traitement par le 2-4 D permet d'obtenir aussi une union des limbes cotylédonaires.

Si l'on traite des plantules d'*Eranthis* par le 2-4 D, on obtient une union des régions inférieures (probablement encore pétiolaires) des lames libres des cotylédons, qui se développent après la germination par croissance intercalaire. Pour provoquer une union des limbes (Haccius et Trompeter, 1960), le 2-4 D doit agir avant la surrection des primordiums cotylédonaires. S'il agit très précocement, une prolifération générale des cellules méristématiques de l'embryon forme un corps globulaire possédant en son centre les cellules plus différenciées du point végétatif. Si l'action du 2-4 D est ensuite arrêtée, une croissance accompagnée de différenciation peut reprendre et donner un embryon fascié ou pléiocotylé, ou des embryons jumeaux. Dans ce dernier cas il y a formation de deux embryons latéraux sur la masse cellulaire formée pendant la phase de croissance indifférenciée (Haccius et Frey, 1965).

Enfin, il existe des Dicotylédones à un seul cotylédon qui fournissent des faits ontogéniques intéressants pour expliquer des particularités telles que la position apparemment terminale du cotylédon

Source : MNHN, Paris

des Monocotylédones. C'est le cas de certaines Ombellifères (Haccius, 1952), de *Claytonia virginica* L. (Haccius, 1954), *Pinguicula vulgaris* L. et *alpina* L. (Haccius et Hartl-Baude, 1956) ou d'*Anemone appennina* L. (Haccius et Fiscuer, 1959). Le cotylédon unique déplace alors plus ou moins latéralement le point végétatif épicotylaire.

Le cotylédon des Monocotylédones a fait l'objet d'une littérature considérable, qui s'augmente encore à l'heure actuelle. Il est très généralement considéré maintenant comme un phyllome simple. Sa nature foliaire avait bien été mise en doute du fait de sa position apparemment terminale (Souéges, 1954), mais l'étude embryologique détaillée a montré qu'en fait, dans les cas où il avait été décrit comme terminal, il naît à partir de la cellule apicale du proembryon, *parallélement* à la première feuille et au point végétatif, qui ne sont donc pas latéraux (cas d'*Eichhornia crassipes* Solms ; Swamy, 1966, de *Pistia stratiotes* L., de *Lemna gibba* L., où la cellule basale participe aussi à la formation de la première feuille : Haccius et Lakshmanan, 1966 ; autres exemples cités dans ces travaux et dans Guignard et Mestre (1969)).

L'embryologie et la morphologie comparée permettent ainsi d'établir une série menant aux embryons évolués du type *Lemna* ou *Carex* (Haccius et Lakshmanan, 1966), et par conséquent, à celui des Graminées, dont le scutellum est sûrement foliaire, et formé comme la gemmule par l'étage des quadrants (Guignard, 1961).

Cette question de la « terminalité » du cotylédon des Monocotylédones a été évoquée parce que nous retrouverons un problème comparable à propos de la « terminalité » du carpelle.

Le cotylédon des Monocotylédones présente souvent une gaine et un limbe dont l'extrémité joue un rôle de suçoir. Il est souvent modifié parce que son pétiole (pièce intermédiaire, col) s'insère en apparence à la base de la gaine, et peut de plus être uni à l'hypocotyle et donner ainsi naissance au *mésocotyle* (Cypéracées, Graminées). Les problèmes de l'interprétation de ces cotylédons très évolués ne seront pas abordés en détail (voir Guédès, 1968 1 ; Guignard et Mestre, 1970).

Les feuilles primordiales sont souvent d'un grand intérêt morphologique, en particulier lorsque les phyllomes de la région supérieure de la plante sont de structure complexe. Les premières feuilles fournissent des intermédiaires qui facilitent l'interprétation des stades adultes. Le caractère penné, palmé ou pédalé, la peltation, etc. sont ainsi progressivement acquis. Les plantes munies de pétioles phyllodiques (*Acacia*, *Oxalis*) possèdent encore des limbes développés au niveau des feuilles primordiales (voir à ce sujet, Troll, 1939, p. 1388-1426 ; 1954). Le cas des plantes aquatiques est spécialement intéressant au point de vue biologique et physiologique (Sculthorpe, 1967, p. 218-247 ; Allsopp, 1967).

Les premiers phyllomes de quelques rares Dicotylédones herbacées (*Vicia*, *Pisum*) et de beaucoup de Monocotylédones et de Dicotylédones ligneuses (*Quercus*, *Castanea*, *Cinammonum*, *Artocarpus*) sont écailleux et constitués principalement par la base foliaire (voir Lubbock, 1892, *passim* ; Müller-Hoefs, 1944 ; Troll, 1954, p. 52-64). Ces phyllomes sont parfois appelés à tort « préfeuilles ». Ce terme s'applique en fait comme on sait aux deux premières pièces foliaires ou à la première pièce d'un rameau axillaire. Dans une plantule, les ou le cotylédon sont homologues des ou de la préfeuille. Les écailles en question sont nommées *Niederblätter* (Schimper, 1837) par les auteurs allemands. Nous les retrouverons au niveau des rameaux axillaires au-dessus des préfeuilles. Nous proposerons de les nommer *primefeuilles*. Ce dernier terme avait été utilisé par Mirbel à la place de celui de préfeuilles, mais il n'a pas en fait été employé dans ce sens, et on peut le reprendre en lui donnant une nouvelle acception.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LA FEUILLE VÉGÉTATIVE

On admet souvent depuis EICHLER (1861) que la feuille se compose fondamentalement d'une portion supérieure (*Oberblatt*) et d'une base ou gaine (*Unterblatt*) qui sont les deux premiers éléments en lesquels se divise son primordium. La gaine se développe éventuellement de façon à devenir très apparente, et c'est à partir d'elle que se forment de toute façon les stipules si elles existent. La portion supérieure est à l'origine du limbe et du pétiole qui se développe par croissance intercalaire. Dans de rares cas, la gaine peut s'allonger en forme de pétiole (VELENOVSKÝ, 1907, fig. 270 ; TROLL, 1939, p. 1240 ; TROLL et MEYER, 1955).

On s'est intéressé à l'ontogénie et à l'histogénie foliaire, ce qui a permis de définir la localisation et le mode d'activité des méristèmes : croissance apicale, puis intercalaire, mode de fonctionnement des initiales marginales, méristèmes plans, méristèmes d'épaississement des pétioles, etc. Les travaux classiques sont notamment résumés par TROLL (1939) et ESAU (1965). La morphologie comparée proprement dite, et en particulier la nervation de la feuille ont été peu étudiées au contraire.

Ainsi, on a admis jusqu'à ces temps derniers que la feuille à nervation pennée était formée par l'activité de deux séries d'initiales marginales entrant en activité sur deux génératrices d'un cône primordial issu lui-même de l'activité d'une initiale apicale. Ces méristèmes formeraient les lames du limbe. Cette notion de *croissance pleuroplaste* remonte à PRANTL (1883), mais c'est principalement depuis AVERY (1933) qu'elle est classique. On a d'abord établi des schémas très précis du fonctionnement des initiales marginales sous-épidermiques (FOSTER, 1936), mais cette régularité de fonctionnement est maintenant contestée (discussion dans ESAU, 1965, p. 454-457 ; voir aussi FUCHS, 1966 et THOMASSON, 1970). Cependant, la distinction entre des feuilles pleuroplastes et des feuilles à nervation palmée était toujours considérée comme fondamentale. Dans les secondes, à croissance *basiplaste* et qui sont *polacrones* (à fortes dents où se terminent les nervures secondaires : cas de *Bryonia*, de *Cucurbita* par exemple), la croissance marginale se produirait d'abord (TROLL, 1939, p. 1014-1015) au niveau de la pointe médiane, puis se « déplacerait » au niveau des pointes secondaires, en ordre basipète. La croissance du limbe serait ensuite surtout intercalaire. TROLL considère les nervures aboutissant aux pointes latérales des feuilles de Cucurbitacées comme des rameaux de la nervure médiane.

Au contraire, les feuilles *monacrones*, également à croissance basiplaste mais sans pointements latéraux ont des régions basales qui reçoivent seulement des nervures issues directement de la base foliaire (cas de *Dioscorea*).

Dans les feuilles à croissance pleuroplaste, des rameaux de la nervure principale se forment dans les lames latérales issues des méristèmes marginaux. TROLL (1939, p. 1081-1082) considère les nervures latérales plus fortes, se terminant par des pointes du limbe, chez *Acer* par exemple, comme correspondant à de simples convergences avec les pointes des feuilles polacrones (à croissance basiplaste). Elles s'insèrent à la base du limbe et seraient simplement dues à un développement plus important des nervures latérales inférieures (basitonie de la ramification de la nervure médiane).

TROLL étudie aussi les feuilles à nervures longitudinales des Mélastomacées, des Caryophyllacées, et des *Gentiana lutea* L., *Ceanothus americanus* L., *Boehmeria densiflora* HOOK et ARN., etc. Dans la feuille des Mélastomacées, les faisceaux longitudinaux du limbe se prolongent dans le pétiole ; il en est de même chez *Saponaria officinalis* L. ou *Moehringia trinervia* (L.) CLAIRV., et TROLL (p. 1084) souligne que cela rappelle une nervation de Monocotylédone.

Source : MNHN, Paris

Pourtant il montre que la feuille de *Brosimum alicastrum* Sw. (Moracées) possède deux nervures latérales basales assez fortes mais n'atteignant pas le haut du limbe, et se poursuivant isolément dans le pétiole, comme chez les Mélastomacées. Si alors on fait abstraction de la partie supérieure et qu'on ne considère que la partie inférieure du limbe de *Brosimum*, on a bien, dit Troll, une feuille fondamentalement à nervation pennée, mais à trois nervures longitudinales. Ainsi ce type serait ramené à celui de la nervation pennée.

Dans le cas des feuilles monocotylédonoïdes de certaines Dicotylédones (divers *Eryngium* et *Bupleurum*), on trouverait, d'après Troll, un mode de croissance spécial de la feuille, mettant en place des files longitudinales de cellules, et ensuite des faisceaux vasculaires parallèles. On ne pourrait cependant pas parler de feuilles-rachis, car dans ces genres, il n'y a pas de feuilles composées-pennées au rachis desquels elles pourraient correspondre. La croissance pleuroplaste ne fournit dans ces cas que les éventuelles dents marginales (*Eryngium bromeliaefolium* Delar., *E. zosterifolium* Wolff). Elle est cependant importante chez *Bupleurum fruticosum* L.

*
* *

L'étude de chimères mériclines, dans lesquelles un primordium foliaire possède une partie longitudinale non chlorophyllienne a suggéré à F. Bugnon et coll. une interprétation unitaire s'appliquant à la fois à la feuille de Tabac (étudiée par Avery, et exemple classique de croissance pleuroplaste) et à celle de *Dianthus caryophyllus* L. et de *Linum grandiflorum* Desf. (Dulieu et Bugnon, 1966 ; Dulieu, 1967, 1967-1968 ; Dulieu, Turlier et Bugnon, 1967).

Chez le Tabac, on voit que la limite entre une région blanche et une région chlorophyllienne, lorsqu'elle coupe longitudinalement le pétiole en deux sans passer exactement par son axe, ne se poursuit pas dans la lame d'une façon rectiligne comme cela devrait être si les files cellulaires du pétiole se prolongeaient directement en une nervure médiane. Au contraire, elle s'écarte en « jet d'eau » vers la marge du limbe. Ceci montre que la croissance dite pleuroplaste qui met en place le limbe ne fait qu'écarter en éventail le cône primordial, et que les initiales marginales sont en fait les cellules terminant les files cellulaires du cône, qui croissent chacune pour son compte à partir de l'apex de la tige. Ces files ne peuvent provenir d'une seule initiale du cône, car alors la feuille devrait être ou entièrement blanche ou entièrement chlorophyllienne suivant l'état de l'initiale. La feuille de Tabac est donc « palmée », quant à son architecture cellulaire.

Troll (1939, p. 990) pensait d'ailleurs déjà que la croissance apicale du cône foliaire ne pouvait être due à *une seule* cellule apicale. Il admettait qu'elle provenait « des cellules sous-épidermiques de l'apex foliaire », opinion qu'il attribuait à tort à Avery (1933), lequel spécifie qu'une seule initiale est en cause. Noack (1922), étudiant l'histogenèse de la feuille (à croissance basiplaste) de *Pelargoniums* panachés considérait aussi la croissance de la pointe de cette feuille comme parallèle à celle des bords et ne produisant pas le tissu des régions latérales. Il avait pu (*loc. cit.*, fig. 46) définir des secteurs du limbe correspondant à des secteurs déterminés du pétiole.

Chez l'Œillet, la feuille ne subit pas de croissance pleuroplaste et d'après Bugnon et coll., la limite entre la région normale et mutée d'une chimère est rectiligne de bas en haut. La notion d'une apicale unique du cône foliaire n'est pas applicable là non plus. Le Lin fournit un cas intermédiaire ; il ne peut y avoir chez lui d'apicale unique et les limites entre zones normales et mutées sont inclinées en éventail, mais moins fortement que chez le Tabac. Le dédoublement des files cellulaires et leur inclinaison éventuelle vers l'extérieur rendent compte de la croissance foliaire.

Déjà Bartels (1960) avait décrit ce processus dans le cas particulier du cotylédon d'*Epilobium hirsutum* L., en utilisant aussi des phyllomes panachés.

Le mode de formation du primordium foliaire que Troll (1939, p. 1086) admettait pour les seules Dicotylédones monocotylédonoïdes se trouve ainsi être celui de la feuille de Tabac. Il est probablement général dans les feuilles à croissance pleuroplaste. Ce type apparaît comme une *simple variante du type basiplaste*, puisque dans celui-ci, on admet que la croissance apicale ne fournit que la pointe médiane, les régions latérales étant fournies par des centres de croissances particuliers. Or, chaque file cellulaire du cône foliaire doit être un tel centre, dans toutes les feuilles.

Source : MNHN, Paris

Ces observations nous paraissent d'une très grande importance pour la compréhension de la morphologie de la feuille. Pour le cotylédon d'*Epilobium*, BARTELS (1960) donne un schéma (fig. 8), où l'on voit que les nervures latérales suivent les files cellulaires constituant le phyllome au niveau du limbe, mais cependant ne les suivent plus au niveau du pétiole, puisqu'elles s'insèrent, en apparence au moins, sur le faisceau médian, au lieu de descendre parallèlement à lui. D'autre part, les nervures secondaires connectant les principales sont orientées perpendiculairement aux files cellulaires du mésophylle. Cependant, la direction des nervures principales les premières formées semble un bon indice de la direction des files cellulaires, c'est-à-dire de l'architecture fondamentale de la feuille. C'est ce qu'avaient envisagé PRANTL (1883) et TROLL (1939, p. 1087) dans le cas particulier de la feuille monocotylédonoïde de *Valerianella olitoria* (L.) POLL.

Nous avons étudié la nervation dans un exemple de feuille simple : l'Abricotier (*Prunus armeniaca* L.) et de feuille composée : l'Ancolie (*Aquilegia vulgaris* L.). Dans le premier cas, nous l'avons fait grâce aux phyllomes de morphologie intermédiaire entre les cataphylles du bourgeon, les prime-feuilles (*Niederblätter*) et les feuilles végétatives ; dans le second cas, nous avons utilisé les intermédiaires entre feuilles végétatives et bractées inflorescentielles (*Hochblätter*).

I. LA FEUILLE D'ABRICOTIER

Une cataphylle (fig. 1/1) possède trois faisceaux principaux et la portion supérieure (*Oberblatt*) est représentée par une région colorée rougeâtre. Il n'y a pas de stipules ; la région inférieure doit être considérée comme la base (*Unterblatt*). En 1/2, cette base est plus allongée, puis elle devient plus large (1/4) et ses ailes sont alors vascularisées aux dépens des faisceaux latéraux. La portion supérieure est encore très peu développée, et les régions supérieures de la base commencent à former deux oreillettes stipulaires. Le limbe et les stipules sont plus développés déjà en 1/3, quoique le phyllome soit de plus petite taille. Lorsque le limbe commence à être bien développé (1/6), le faisceau médian se prolonge jusqu'à son sommet, tandis que les latéraux de la base s'écartent latéralement ; le médian se ramifie dans l'espace qu'ils laissent libre. Il n'y a encore qu'un pétiole très court. Les stipules sont nettes, et prolongent les régions ailées de la base. Elles sont irriguées par des rameaux des faisceaux latéraux insérés à deux niveaux principaux, vers le milieu de la base et à l'extrémité inférieure, dans l'axe du bourgeon (l'insertion n'est pas alors visible en 1/6 mais l'est en 1/7, à gauche).

Dans la figure 1/7, le pétiole est déjà plus nettement formé, et l'un de ses faisceaux latéraux est uni au médian sur une certaine longueur, puis s'en sépare vers le milieu du limbe, tandis que l'autre latéral est disposé comme en 1/6. Dans la figure II/2, le pétiole est bien formé, et la base réduite d'autant. L'irrigation inférieure de la stipule est peu développée à gauche et disparue à droite. Le pétiole comporte trois faisceaux qui s'anastomosent à son extrémité, puis se séparent à nouveau, un latéral est marqué d'un astérisque. Dans le phyllome figuré en II/1, la structure de la feuille végétative est à peu près atteinte ; les trois faisceaux de la base s'unissent dans le pétiole qui ne comporte plus qu'un arc vasculaire, et se séparent dans le limbe, les latéraux sont encore indiqués par un astérisque. Les stipules ne reçoivent plus qu'un seul faisceau, issu du latéral.

Dans une feuille adulte, le pétiole ne comporte aussi qu'un seul arc vasculaire (II/5) dont la nature triple est évidente parce qu'il s'insère sur la tige par trois traces. A la base du limbe, des rameaux des extrémités de cet arc irriguent les grosses glandes présentes à cet endroit (II/6). Plus haut, les latéraux se séparent. L'examen d'un limbe (II/3) montre que ces deux rameaux sont plus forts que les autres, ils correspondent à la libération des traces latérales unies au médian au niveau de la base. Fréquemment, la partie inférieure de la nervure médiane de la feuille est rouge, du côté supérieur, jusqu'au point de leur séparation seulement.

Ainsi, la nervation, en apparence pennée, est en fait palmée, mais les trois faisceaux sont unis en un seul arc tout le long du pétiole. Le plan de la vascularisation est représenté en II/4 ; on a supposé que les latéraux ne s'unissent pas au médian dans le pétiole.

Les deux faisceaux latéraux s'écartent donc en éventail du médian. Mais de plus, chaque faisceau médian et latéral émet des rameaux, le médian des deux côtés, les latéraux du côté distal seulement, tant qu'ils sont soudés au médian (II/3, 7). Or, la notion de faisceau est comme on sait surtout descrip-

Source : MNHN, Paris

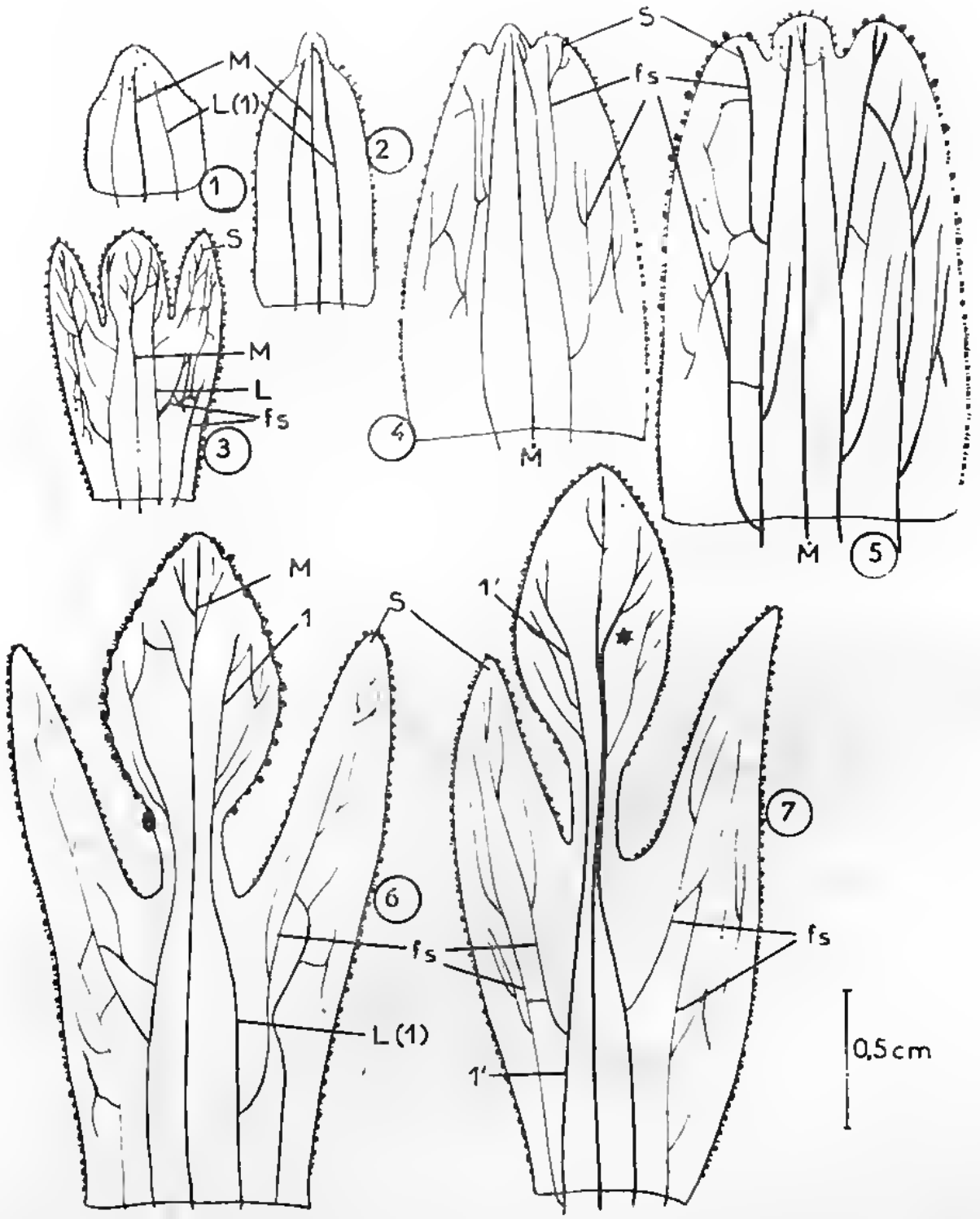


Fig. I. — Le sens des abréviations utilisées pour les légendes est donné p. 3. *Prunus armeniaca.* — Cataphylles et primefeuilles. *1-2.* Cataphylles moyenne et supérieure à extrémité colorée et épaissie. Trois faisceaux principaux, pas de stipules.

3-5. Primefeuilles de morphologie encore très proche de celle des cataphylles. Élargissement des régions latérales, développement des stipules, début d'individualisation de la portion supérieure (*Oberblatt*).

6. Primefeuille de morphologie nettement foliaire. Limbe individualisé, à marge dentée glanduleuse. Stipules très développées irriguées par des rameaux des latéraux (l'insertion des rameaux inférieurs se fait dans la tige et n'est pas visible ici).

Noter que les trois faisceaux principaux se rapprochent en passant dans le pétiole qui n'est qu'ébauché, puis s'écartent dans le limbe en se ramifiant.

7. Morphologie foliaire plus nette. L'un des faisceaux latéraux signalés par un astérisque conflue avec le médian dans le pétiole et la base du limbe, et s'en sépare ensuite.

Source : MNHN, Paris

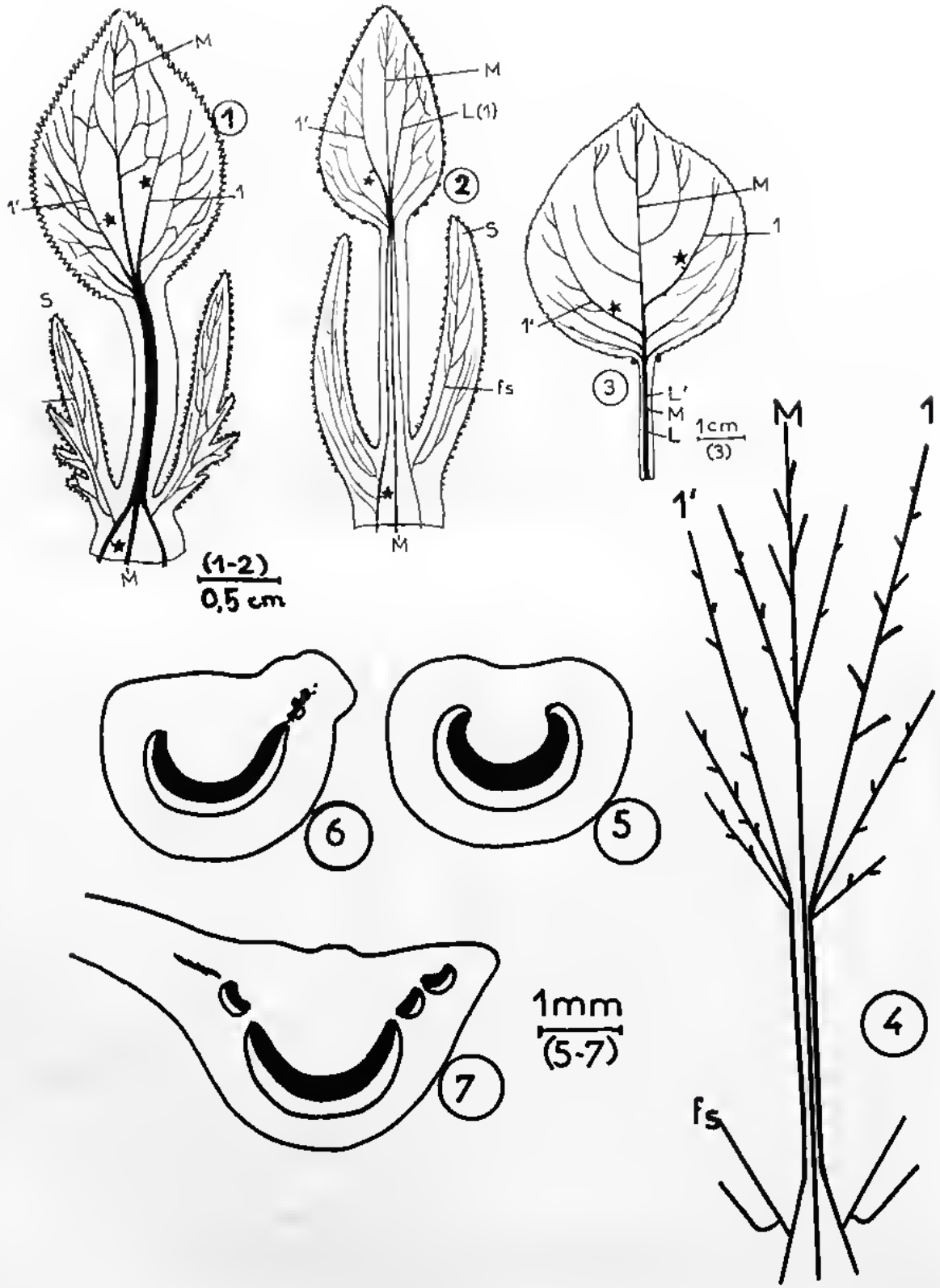


Fig. II. — *Prunus armeniaca.* — *1.* Primefeuille de morphologie proche de celle de la feuille. Union des trois faisceaux principaux en un seul cordon pétiolaire, dont les latéraux (astérisques) se séparent en bas du limbe.

2. Primefeuille. Base réduite. Pétiole bien formé. Les trois faisceaux principaux restent séparés dans le pétiole et se fusionnent transitoirement en bas du limbe.

3. Feuille adulte. Pétiole à un seul cordon triple, les latéraux (astérisques) se séparent du médian en bas du limbe.

4. Plan de la vascularisation de la feuille. A gauche, latéral supposé non fusionné avec le médian ; à droite, fusion presque réalisée.

Faisceaux latéraux (*1* et *1'*) ne formant de forts rameaux, dans le limbe, que du côté distal.

5-7. Coupes transversales dans la région supérieure du pétiole d'une feuille adulte. *5.* Arc vasculaire continu, correspondant à l'union du médian et des deux latéraux.

6. Vascularisation d'une des deux glandes de la base du limbe.

7. Base du limbe, émission de rameaux des faisceaux *1-1'* incorporés dans l'arc pétiolaire.

Source : MNHN, Paris

tive, un faisceau est une formation complexe dans laquelle à un niveau donné les vaisseaux ligneux se différencient dans les deux sens (Boureau, 1954, p. 227-228). Les « ramifications » du faisceau médian sont en fait l'épanouissement de celui-ci en nombreux faisceaux plus fins. Le procambium qui forme le faisceau médian dans sa région moyenne est formé de nombreuses files cellulaires qui s'épanouissent progressivement vers le haut. L'observation de la nervure médiane met bien en évidence cet amincissement.

Ici, un seul procambium massif se différencie dans le pétiole et s'épanouit dans le limbe, tandis que dans les phyllomes inférieurs, trois procambiums se différencient et s'épanouissent (1) chacun pour son compte.

Le schéma de la figure VIII/8 à droite, représente cette morphologie. Le même schéma à gauche rappelle l'interprétation que nous avons adoptée (Guédès, 1966 e) pour la feuille de *Prunus paniculata* Thunb. Ici, les nervures latérales du limbre proviendraient seulement de l'épanouissement des faisceaux latéraux. Cependant dans cette plante, nous n'avions pas disposé de série graduelle d'intermédiaires entre écaille et feuille, et c'est pourquoi nous avons repris ici l'étude de l'Abricotier. Celui du *Prunus* doit être vérifié. Dans ce cas (fig. XXVI/8-17), les trois traces de la feuille végétative s'unissent aussi en un arc unique après émission des faisceaux stipulaires (XXVI/10-12), mais très souvent les latéraux émettent avant même de s'unir au médian des faisceaux qui courent tout au long du pétiole (11/13) et irriguent les glandes de la base du limbe, puis forment des faisceaux latéraux de celui-ci, tandis que l'arc pétiolaire émet d'autres faisceaux latéraux, constituant les autres nervures (14-17).

2. La feuille d'Ancolie

Dans une feuille caulinaire de petite taille éclaircie au chlorallactophénol et à rachis fendu médioventralement, le plan de la vascularisation peut être mis en évidence. Il est à première vue (fig. VI/1) bien difficile à interpréter. La chose devient facile si l'on étudie la simplification progressive de la nervation en passant aux bractées inflorescentielles. Nous commencerons pour plus de clarté par une bractée très simple, située à un niveau élevé, puis nous descendrons le long de l'axe, pour finir par l'étude d'une feuille végétative ordinaire.

La bractée figurée en III/1 est entière, la base est cependant marquée par un étranglement. La nervation est constituée par un faisceau médian et ses rameaux, un latéral très faible existe dans la base seule. En III/2, deux latéraux existent et se prolongent presque jusqu'en haut de la bractée (2), ils sont plus forts en III/3, et émettent chacun un rameau dans la base. En III/4, un seul latéral existe, mais il se rend dans un lobe séparé, irrigué principalement par un rameau du médian. En 5, le même lobe existe, mais le latéral est son faisceau principal, le rameau du médian ne suivant plus que le bord interne du lobe. L'autre latéral existe, mais est très court. La même disposition fondamentale se trouve en 6, avec un second latéral plus fort. En III/7, chaque latéral se rend dans un lobe. La base porte maintenant un limbe trilobé. Les deux latéraux émettent un rameau dès le niveau inférieur de la base ; le rameau court parallélement au bord du lobe, comme le faisait le latéral en III/4.

Ensuite, la foliole médiane commence à former deux dents latérales, indices de sa trilobation ; chacune de ces dents est irriguée par un faisceau intermédiaire entre les latéraux et le médian, ce faisceau se prolonge parfois isolément jusqu'à l'insertion de l'organe, mais le plus souvent, il entre en contact en un point avec le latéral (IV/1). Le médian et les deux faisceaux intermédiaires émettent de plus des rameaux longitudinaux. Ceux émis par les faisceaux intermédiaires vers l'extérieur passent dans les régions inférieures des divisions de la foliole terminale, ceux situés entre les intermédiaires et le médian s'anastomosent plus ou moins avec des rameaux de ce dernier. La formation de ces rameaux longitudinaux est en rapport avec l'allongement d'un pétiolule qui commence à séparer la foliole terminale du rachis.

(1) Par épanouissement, nous voulons dire que la différenciation procambiale doit suivre les files cellulaires formant l'ébauche foliaire. Celles-ci s'écartent en éventail d'autant plus haut qu'elles sont plus proches de la ligne juste médiane, et le comportement des procambiums puis des nervures est identique.

(2) Dans la figure III/8, il semble que deux latéraux existent dans la base et qu'ils s'anastomosent à deux rameaux du médian du limbe. Ils ne se prolongent donc pas dans celui-ci.

Source : MNHN, Paris

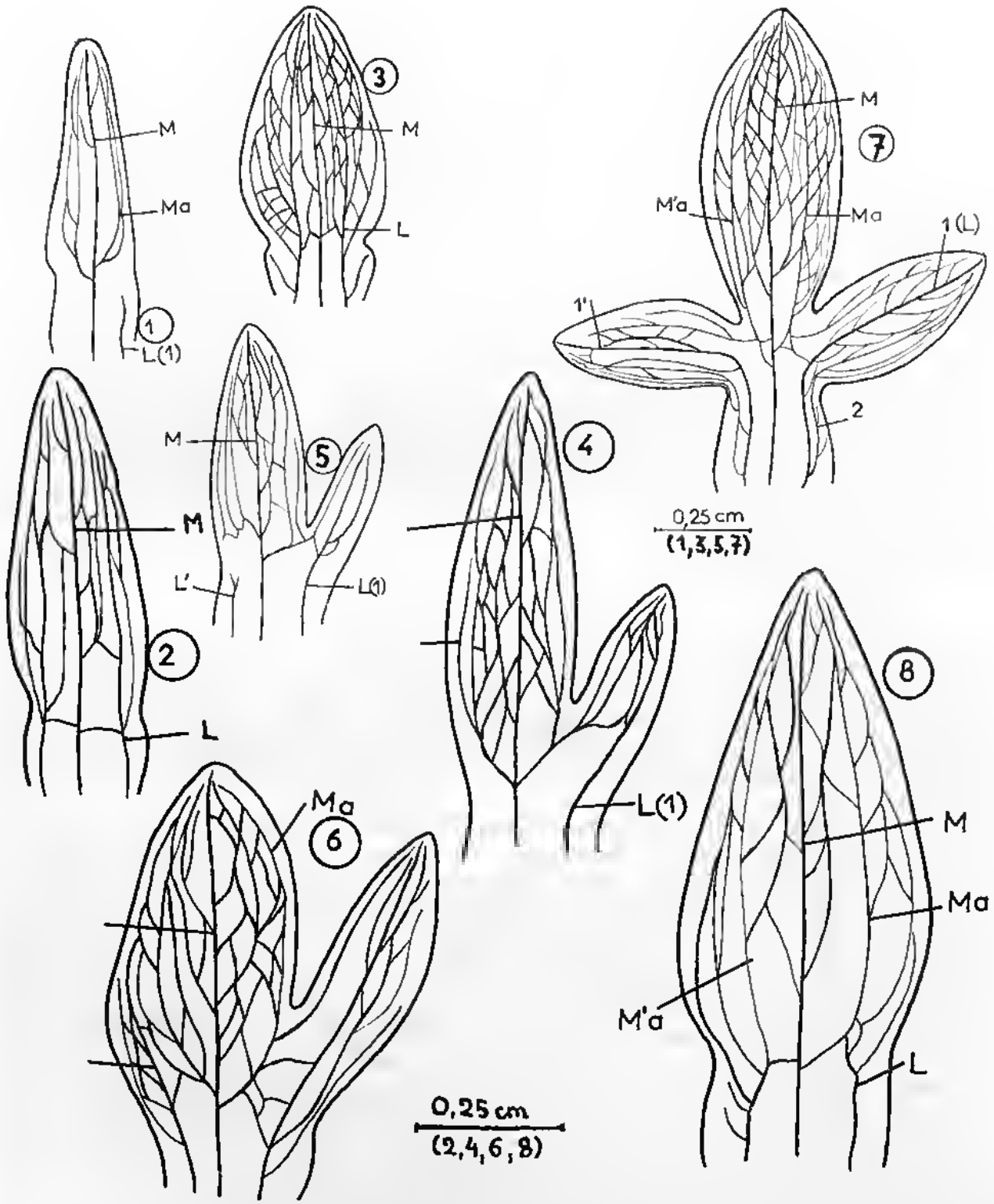


Fig. III. — *Aquilegia vulgaris.* — Bractées inflorescentielles. *1.* Pièce irriguée par un seul faisceau médian et ses rameaux, très petit faisceau latéral ne s'étendant pas au-delà de la base.

2. Adjonction de deux latéraux s'étendant haut dans l'*Oberblatt*.

3. Même organisation. Faisceaux latéraux plus forts.

4. Bractée avec lobe latéral recevant le faisceau latéral unique et un rameau du médian, qui est le médian du lobe.

5. Le latéral de la bractée est le médian du lobe. Latéral peu développé de l'autre côté.

6. Lobe plus développé. Latéral de l'autre côté bien développé. Fort rameau *Ma* du médian du côté muni d'un lobe latéral.

7. Bractée à deux lobes latéraux, dont les faisceaux médians sont les faisceaux latéraux de la bractée (*1* et *1'*). Les latéraux émettent des faisceaux *2* et *2'*.

8. Bractée entière. Il semble que les faisceaux latéraux soient limités à la base et anastomosés à deux faisceaux *Ma* et *M'a*, rameaux du médian.

N. B. Les lettres *M* et *L'* ont été omises sur les dessins 4 et 6.

Source : MNHN, Paris

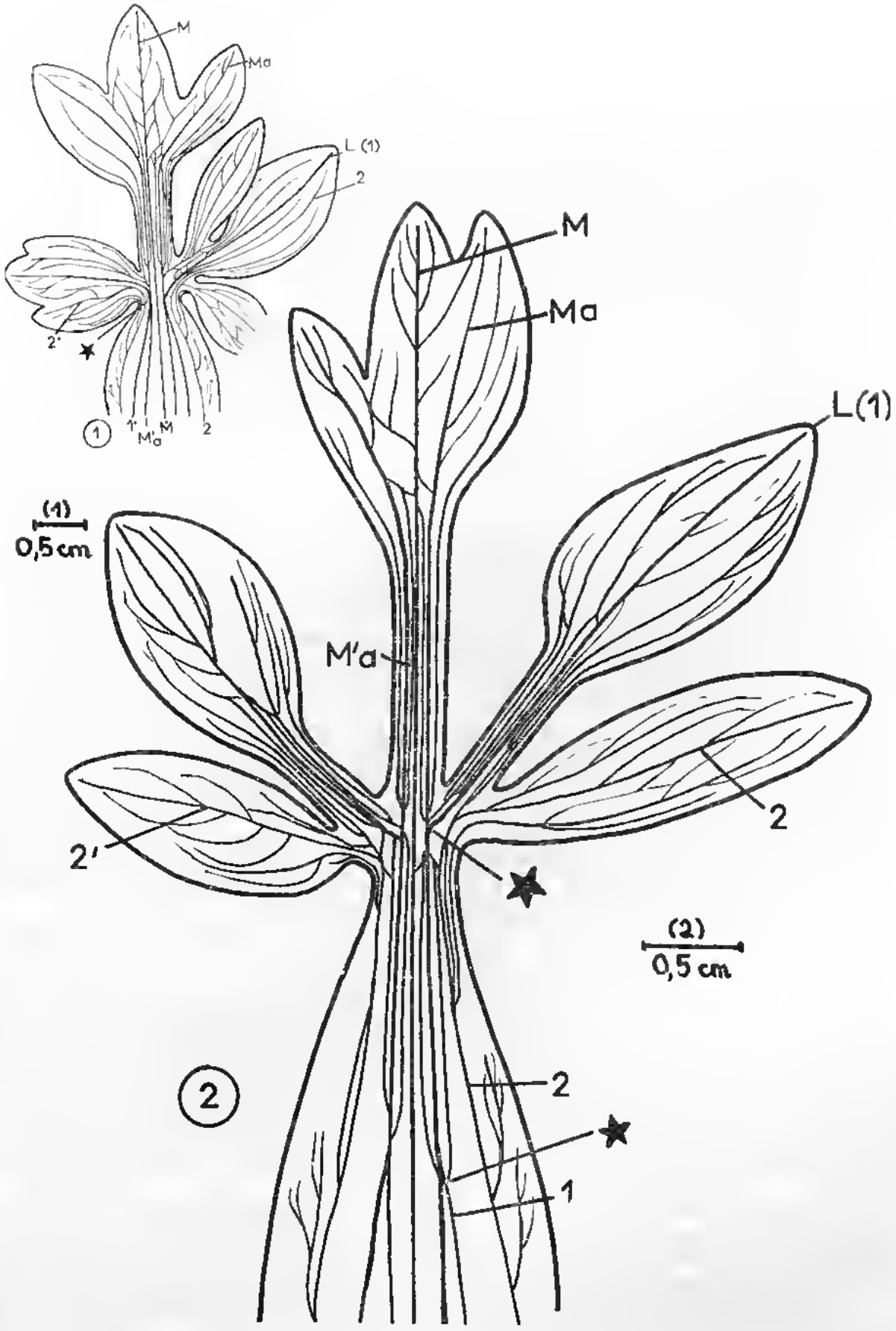


Fig. IV. — *Aquilegia vulgaris.* — Pièces de morphologie intermédiaire entre celles de la bractée et de la feuille. *1.* Pièce trifoliolée. Les lobes d'un phyllome tel celui de la figure III/7 sont devenus des folioles. Foliole terminale séparée des deux autres par un rachis. Les rameaux *Ma-M'a* du médian se rendent dans les lobes latéraux de cette foliole, et s'insèrent isolément sur la stèle. Ils s'unissent sur un bref espace (astérisque) aux latéraux *1* et *1'* se rendant dans les lobes médians des folioles latérales. *2-2'* s'insèrent isolément sur la stèle. *2'* se rend dans le lobe inférieur de la foliole latérale gauche, *2* dans le lobe médian de la foliole latérale droite, et le lobe inférieur de cette foliole est irrigué par un rameau du faisceau *2*.

2. Pièce de morphologie voisine, mais les deux folioles latérales n'ont que deux lobes, le médian et le lobe inférieur.

Source : MNHN, Paris

Les folioles latérales se divisent aussi en trois lobes ; leurs lobes moyens, les plus développés, reçoivent les faisceaux latéraux, les lobes inférieurs reçoivent deux faisceaux supplémentaires, distaux par rapport aux latéraux ou des rameaux de ces faisceaux (qui alors se prolongent dans le lobe moyen : IV/1, à droite). Les lobes supérieurs reçoivent des rameaux des faisceaux intermédiaires se rendant à la foliole supérieure, ou de leurs propres rameaux.

Dans une telle pièce (IV/1), le pétiole n'est pas encore formé, la région supérieure de la base est celle de l'insertion des folioles latérales.

Dans les feuilles où le pétiole commence à être différencié (IV/2), les faisceaux latéraux sont unis sur toute sa longueur avec les intermédiaires, et ne se séparent que dans la base (sauf exception : fig. V/1). La pièce figurée en IV/2 possède des folioles latérales formées seulement d'un lobe moyen et d'un lobe inférieur. La vascularisation, compliquée par des anastomoses, est du même type qu'en IV/1. Le pétiole commence à s'allonger, mais se distingue mal de la base. En V/1, il n'existe pas, mais le lobe moyen de la foliole latérale droite est lui-même divisé en trois lobules, l'un des lobules ainsi formé est irrigué par un rameau du latéral qui forme le faisceau principal du lobe moyen, l'autre par un rameau de l'intermédiaire qui se rend au lobe latéral de la foliole médiane.

Dans la figure V/2, le pétiole est bien développé, de même que le pétiolule de la foliole médiane, mais les folioles latérales sont sessiles. A droite, le latéral se rendant à la foliole latérale n'est pas uni à l'intermédiaire irriguant le lobe latéral de la foliole médiane. C'est le cas au contraire de l'autre côté. L'organisation générale établie sur le même plan est encore compliquée par des faisceaux intermédiaires et des faisceaux distaux au faisceau principal le plus externe, qui passe dans le lobe latéral de la foliole latérale. Ces faisceaux, distaux sur les schémas, sont en fait adaxiaux dans la feuille bractéale, ils forment un système qui se retrouve dans le pétiolule de la foliole médiane (*f. a.* sur les figures). Nous discuterons la valeur de ces faisceaux qu'il faut se garder de confondre avec l'arc ventral d'un organe unifacial.

On arrive ainsi (VI/1) à la feuille normale, avec pétiole et pétiolules pour chaque foliole. La feuille figurée est de petite taille, elle permet de bien comprendre l'architecture foliaire. On y retrouve les éléments fondamentaux déjà cités. La morphologie externe montre (VI/2-3) que les marges de la gaine (base) se poursuivent normalement sur le côté adaxial du pétiole, puis des pétiolules (VI/3). En coupes (VI/4-6), on voit que les faisceaux sont disposés en un cercle au niveau du pétiole et du pétiolule médian. Certains faisceaux adaxiaux déjà signalés se prolongent dans les pétiolules latéraux, mais ne pénètrent pas dans les limbes des folioles latérales. Les faisceaux adaxiaux du pétiolule médian sont reformés au-dessus de l'insertion des pétiolules latéraux.

Ainsi, des trois faisceaux fondamentaux de la base, le médian poursuit sa course jusqu'en haut de la foliole médiane, les latéraux passent dans les folioles latérales, deux intermédiaires irriguent les lobes latéraux de la foliole médiane et se poursuivent jusque dans la tige par des traces particulières. Deux traces latérales distales irriguent d'autre part les lobes latéraux des folioles latérales. Si l'on compare ceci à la morphologie d'une bractée telle que celle figurée en III/7, on voit que les rameaux du médian (*Ma*) s'insèrent maintenant sur la tige elle-même et irriguent les lobes latéraux de la foliole médiane. Le processus qui en III/4 déterminait l'irrigation du lobe latéral par un rameau du médian, tandis que le latéral ne passait qu'au bord du lobe (mais irriguait tout le lobe si celui-ci était plus fort : III/5), se répète pour l'irrigation des lobes inférieurs des folioles latérales. Ces dernières sont alimentées soit par un rameau d'un faisceau latéral soit par celui-ci lui-même (IV/1, à droite et à gauche respectivement).

En partant d'une bractée du type de celle figurée en III/3, le passage à la feuille végétative se fait par écartement en éventail des deux faisceaux latéraux, et grande croissance intercalaire en largeur et en longueur, avec mise en place de nouveaux faisceaux longitudinaux dans les régions de grande croissance en longueur. De plus, la croissance ne se fait pas de façon continue, mais discontinue, de sorte que l'éventail formé par la lame foliaire se trouve « découpé » en trois régions principales, à leur tour découpées et redécoupées.

Source : MNHN, Paris

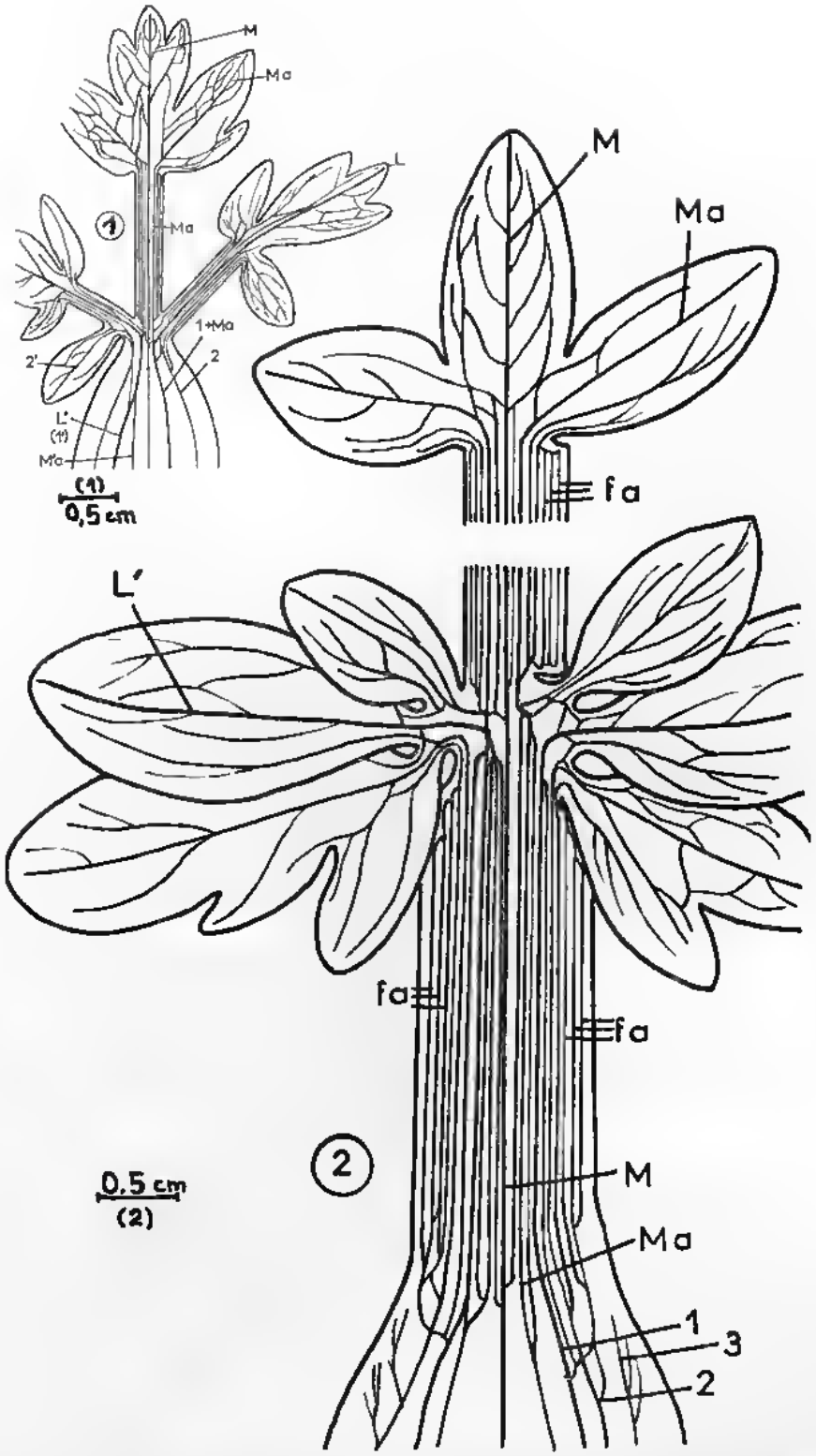


Fig. V. — *Aquilegia vulgaris*. — Pièces de morphologie intermédiaire entre celle des bractées et des feuilles. *1.* Même organisation fondamentale que les phyllomes de la figure précédente, les faisceaux *1* et *Ma*, à droite, sont unis jusqu'à leur insertion, ce qui est exceptionnel. Trilobation du lobe médian de la foliole latérale droite, du lobe médian de la foliole médiane et lobation du lobe latéral de cette dernière. Pétiolule séparant du rachis la foliole latérale droite.

2. Folioles latérales trilobées et à lobe inférieur lobulé, mais non portées par des pétiolules. Existence d'un pétiole entre leur insertion et la base. A droite, les faisceaux *Ma* et *1* sont libres sur toute leur longueur et même séparés par un rameau du faisceau *Ma*. Vascularisation compliquée par l'adjonction de faisceaux secondaires, en particulier de faisceaux adaxiaux (*f. a.*), qui sont des rameaux des deux faisceaux les plus distaux du pétiole et du rachis (voir texte).

Source : MNHN, Paris

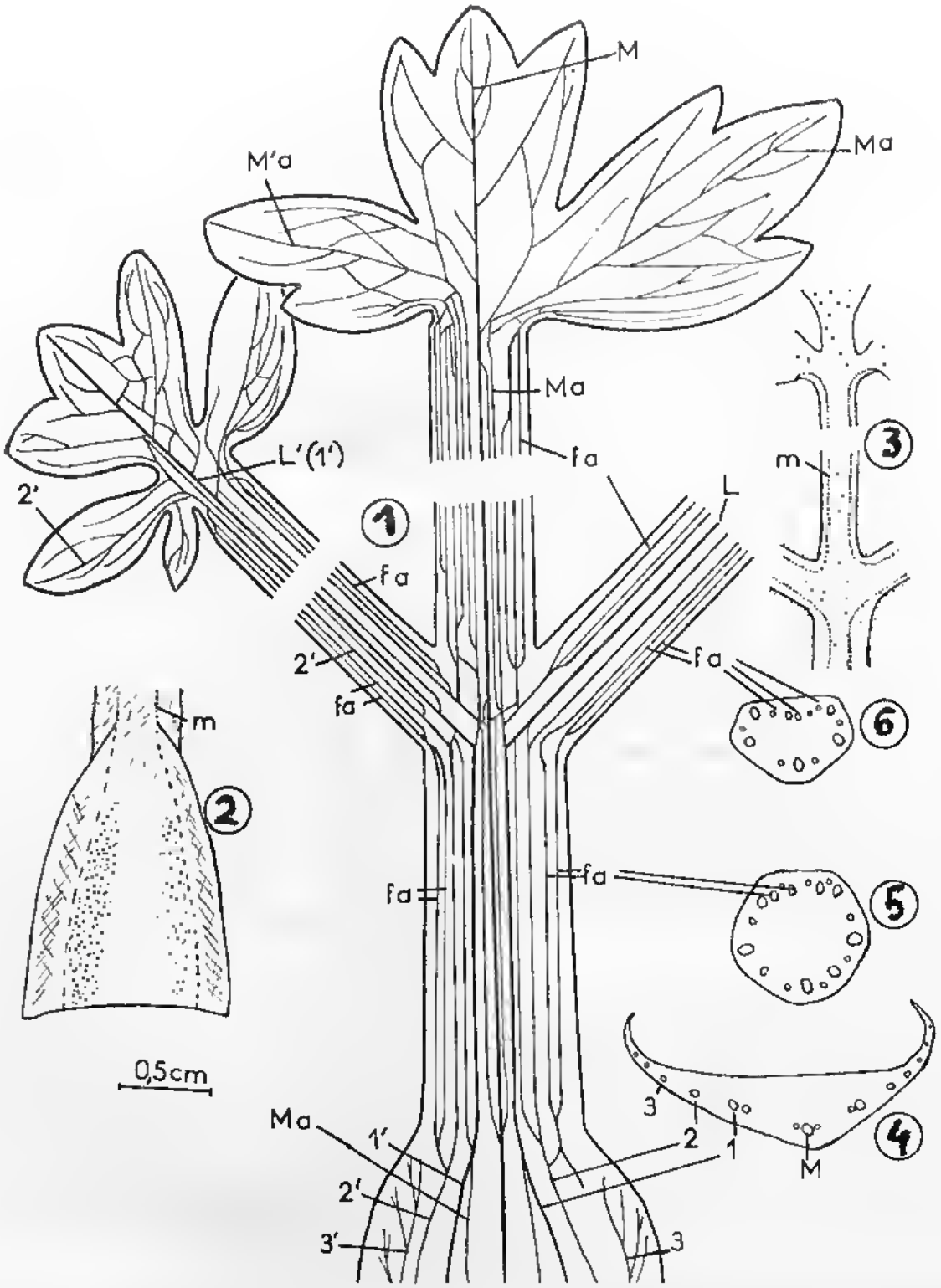


Fig. VI. — *Aquilegia vulgaris*. — *1.* Vascularisation d'une feuille de petite taille, mais de forme normale. Faisceaux *1-1'* et *Ma-M'a* unis sur toute la longueur du pétiole et ne se séparant que dans la base. Faisceaux *2-2'* irriguant les lobes inférieurs des folioles latérales. La base reçoit de la tige des faisceaux *3-3'* qui ne se prolongent pas dans le pétiole.

2. Gaine et base du limbe d'une feuille. Marges de la gaine ne confluant pas en stipule médiane, mais se prolongeant par deux bourrelets marquant les marges du pétiole bifacial.

3. Insertion des pétioles des folioles latérales sur le pétiole et le rachis (en bas) et insertion de la foliole terminale sur le rachis (en haut). Les marges du pétiole se poursuivent par les marges des pétiolules, et les marges du rachis par les marges des lobes latéraux de la foliole terminale.

4-6. Coupes transversales dans la base (*4*), le pétiole (*5*) et le rachis (*6*) d'une feuille. Le pétiole et le rachis possèdent des faisceaux adaxiaux inversés, qui ne sont pas un indice d'unifacialité.

Source : MNHN, Paris

3. Comparaison avec d'autres exemples de nervation

Nous empruntons à Deinega (1898) le schéma de la vascularisation de la feuille d'*Acer platanoides* L., à développement basiplaste (fig. VIII/12, établie d'après la figure et le texte de cet auteur). On voit que là aussi, les faisceaux principaux du pétiole s'écartent en éventail pour irriguer les dents principales du limbe. Les deux dents secondaires du lobe médian sont irriguées par des rameaux du faisceau médian, insérés tout en bas du limbe.

Dans le cas du *Fraxinus excelsior* L., également d'après Deinega, la même disposition fondamentale se retrouve, au début du développement (fig. Vfll/11). Par la suite, des faisceaux secondaires et des anastomoses rendent confuse l'ordonnance des faisceaux. Mais la figure Vfll/11 montre que les faisceaux du rachis s'écartent dans la jeune feuille pour irriguer chaque paire de folioles, qui correspondent donc parfaitement aux dents principales d'une feuille polacrone (*Acer*). Toutefois, les deux folioles sous-jacentes à la foliole terminale sont irriguées par des rameaux du faisceau médian, qui se développent après les faisceaux des folioles sous-jacentes. L'ensemble des trois folioles terminales correspond au lobe terminal de la feuille d'Érable avec ses deux dents latérales, ou à la foliole terminale trilobée d'Aneolie. La feuille de Frêne est à développement « divergent », les folioles les plus âgées sont les moyennes (1 et 2) et Troll (1935 ; 1937, p. 18 ; 1939, p. 1525) dans ces cas, considère l'*ensemble* des folioles situées au-dessus des premières développées (ici la terminale et la première paire) comme correspondant à la division d'une foliole terminale unique, conception confirmée ici par l'anatomie. Nous avons figuré hypothétiquement en VIIf/11 les faisceaux *Ma* des folioles supérieures s'insérant l'un en haut, l'autre en bas du rachis. Deinega ne donne pas de renseignements à ce sujet.

Des plans de vascularisation de feuilles sont donnés par Gerresheim (1913) et Rippel (1913), mais ils n'ont pas été faits dans une perspective morphologique et seront difficiles à interpréter. D'autre part, ils correspondent à des feuilles adultes et il serait nécessaire d'étudier des feuilles jeunes avant la formation des faisceaux anastomotiques et intermédiaires, ou d'étudier la simplification de la vascularisation dans les bractées, qui ne présentent plus que les faisceaux principaux. Néanmoins plusieurs schémas donnés par Gerresheim et Rippel semblent pouvoir s'interpréter de la même façon que ceux de Deinega.

La feuille d'Aneolie (fig. Vfll/10) par comparaison avec ces cas, présente une foliole médiane trilobée, et des folioles latérales recevant deux faisceaux (1 et 2). Ces dernières correspondent à l'ensemble des dents 1 et 2 de la feuille d'Érable. Schrödinger (1914) et Troll (1939, p. 1529) admettent d'ailleurs d'après la seule morphologie externe que dans les feuilles de *Ranunculus repens* L. ou *millefoliatus* Vaul, les « folioles » latérales sont constituées des segments 1 et 2 de la feuille. Le cas de l'Aneolie est remarquable, à cause de l'existence du long pétiolule de celles-ci.

Dans la feuille de *Convolvulus arvensis* L. (Guédès, 1964 ; fig. VIII/7 et XXIX/12), le pétiole possède deux fins faisceaux latéraux (1 et 1′) mais ceux-ci participent très peu à la vascularisation du limbe, formée par les seuls rameaux du médian, dont deux inférieurs très forts (*Ma*). Les latéraux s'écartent en éventail dès l'extrême base du limbe. La feuille de l'Abricotier (VIII/8, à droite) nous a montré que les latéraux pétiolaires s'écartent du médian dans la portion moyenne du limbe.

Nous avons indiqué (Guédès, 1967 a) que la feuille de *Trifolium* doit être considérée comme formée d'une lame fondamentale trifaisciculée ; le médian irrigue la foliole médiane, les latéraux les deux folioles latérales. Les latéraux sont de plus anastomosés au médian. Les modes de foliarisation des sépales et du carpelle, sur lesquels nous reviendrons, mettent aussi en évidence cette architecture. *La feuille correspond alors encore au déploiement en éventail et à la séparation en trois lobes d'une lame fondamentale.*

Nous avons figuré en VIff/5, en nous inspirant de Troll (1939, p. 1643, fig. 1399) un schéma d'une feuille de *Plantago coronopus* L. ; on voit que certaines folioles de celle-ci reçoivent directement des faisceaux du rachis (2, 3, 3′) tandis que d'autres reçoivent des rameaux des faisceaux 1, 1′ et 2. Là encore le rachis s'écarte en éventail en formant certaines folioles primaires, tandis que d'autres sont de second ordre et ne reçoivent que des rameaux (1 *a*, 2 *a*) des faisceaux qui se rendent aux folioles primaires. La situation est la même que dans les cas précédents.

Source : MNHN, Paris

La feuille entière de *Nicotiana* elle-même, d'après un schéma de SANKEWITSCH, montre une vascularisation juvénile évoquant tout à fait l'épanouissement d'une région médiane inférieure en éventail, comme celle d'*Acer* ou de *Cucurbita* (PÉLISSIER ; voir discussion dans GUÉDÈS, 1969 e).

4. CAS DES MONOCOTYLÉDONES

On sait que la feuille des Monocotylédones a fait l'objet de beaucoup de discussions, et qu'en particulier elle a été interprétée plusieurs fois depuis DE CANDOLLE (1827, 1, p. 287-289), comme un phyllode ou comme une base. C'est en particulier ARBER (1925 et travaux antérieurs) qui a développé cette interprétation. Nous avons discuté brièvement (GUÉDÈS, 1965 g) celle-ci et la manière dont TROLL (1955) a pensé pouvoir la modifier en admettant que dans les feuilles munies d'un mucron terminal (*Vorlaüferspitze*), la portion supérieure (*Oberblatt*) n'est représentée que par ce dernier, toute la région sous-jacente, même si elle a la forme d'un limbe, ne pouvant être qu'une base (*Unterblatt*).

a. *La feuille de Tulipe* (GUÉDÈS, 1965 g)

Si l'on examine une feuille parallélinerve de *Tulipa gesneriana* L. (feuille caulinaire non totalement embrassante), on voit (fig. VII/3) qu'elle possède un mucron terminal. Celui-ci n'est pas spécial aux Monocotylédones mais est très commun chez elles. C'est la première partie de la feuille à se différencier, d'où son nom allemand (*Vorlaüferspitze*). La lame se développe ensuite par croissance intercalaire.

La lame foliaire comporte un faisceau médian, et une série de faisceaux principaux (1 à 6 ; 1′ à 6′) entre lesquels se forment des faisceaux intermédiaires longitudinaux dont les plus importants s'insèrent séparément sur la tige (M′ *a*, M′ *b*, 1′ *a*, 2′ *a*, 3′ *a*) et les autres sur les faisceaux voisins les plus importants, et près de la base de la feuille. Enfin de très nombreux faisceaux anastomotiques obliques obscurcissent cette disposition. Nous retrouverons la même architecture dans les pièces du périanthe. On peut la schématiser par la figure VIII/1, où quatre faisceaux principaux seulement sont figurés.

Nous avons expliqué (GUÉDÈS, 1965 g) pourquoi les arguments apportés pour la théorie phyllodiques ne paraissent pas convaincants : le mucron terminal (« callosité » de DE CANDOLLE) ne peut être interprété à coup sûr comme un reste de pétiole. Il existe en particulier à l'extrémité du *limbe* de la feuille des Graminées, et de Dicotylédones (Cucurbitacées), les faisceaux inversés signalés par ARBER dans de nombreuses espèces ne sont pas présents partout, et leur existence est très compréhensible si la feuille possède un limbe unifacial. Il en existe aussi d'ailleurs dans des régions bifaciales de feuilles de Dicotylédones, par exemple chez des Renonculacées, Ombellifères, Saxifragacées (MOEBIUS, 1884, 1886 ; WATARI, 1936, 1939 ; GUÉDÈS, 1968 a), en particulier les fortes nervures du limbe de feuille de Dicotylédones en possèdent fréquemment. Nous nous sommes aussi appuyé sur le mode de formation de petites feuilles végétatives aux dépens des glumelles de *Poa ulbosa*, sur laquelle nous revenons ici.

b. *La feuille des Graminées*

Nous avons vu (GUÉDÈS, 1965 b) que lors de la tranformation de l'épillet en « bulbille » chez *Poa bulbosa* L. « *vivipara* », la glumelle, normalement membraneuse sur ses bords, donne d'abord naissance à une lame de même forme mais de plus grande taille, et encore membraneuse sur tout son pourtour. Puis apparaît vers son milieu et sur sa face ventrale une écaille ligulaire, qui entre ensuite en connexion avec les marges membraneuses d'un, puis des deux côtés. Alors seulement, ces marges ne se continuent plus au-dessus de la région ligulaire. Seule la gaine ainsi délimitée reste membraneuse au bord (fig. XXXV/10-16). Ainsi, les deux régions, gaine et limbe, sont membraneuses au bord à un moment, avant que seule la gaine le soit. Il ne paraît donc pas possible de se fonder sur l'existence d'une très étroite membrane marginale d'origine épidermique dans les feuilles de Tulipe, de Jacinthe ou de *Sanseviera* pour penser que ces feuilles ne représentent qu'une base, ce qu'admet TROLL (1955).

En fait, une feuille de Graminée montre que la lame unique représente l'ensemble de la gaine, du limbe et dans certains cas du pétiole (Bambous). L'existence de la ligule marque la limite entre la gaine et le limbe ou le pétiole, mais dans les feuilles dépourvues de ligules, il semble logique d'admettre

Source : MNHN, Paris

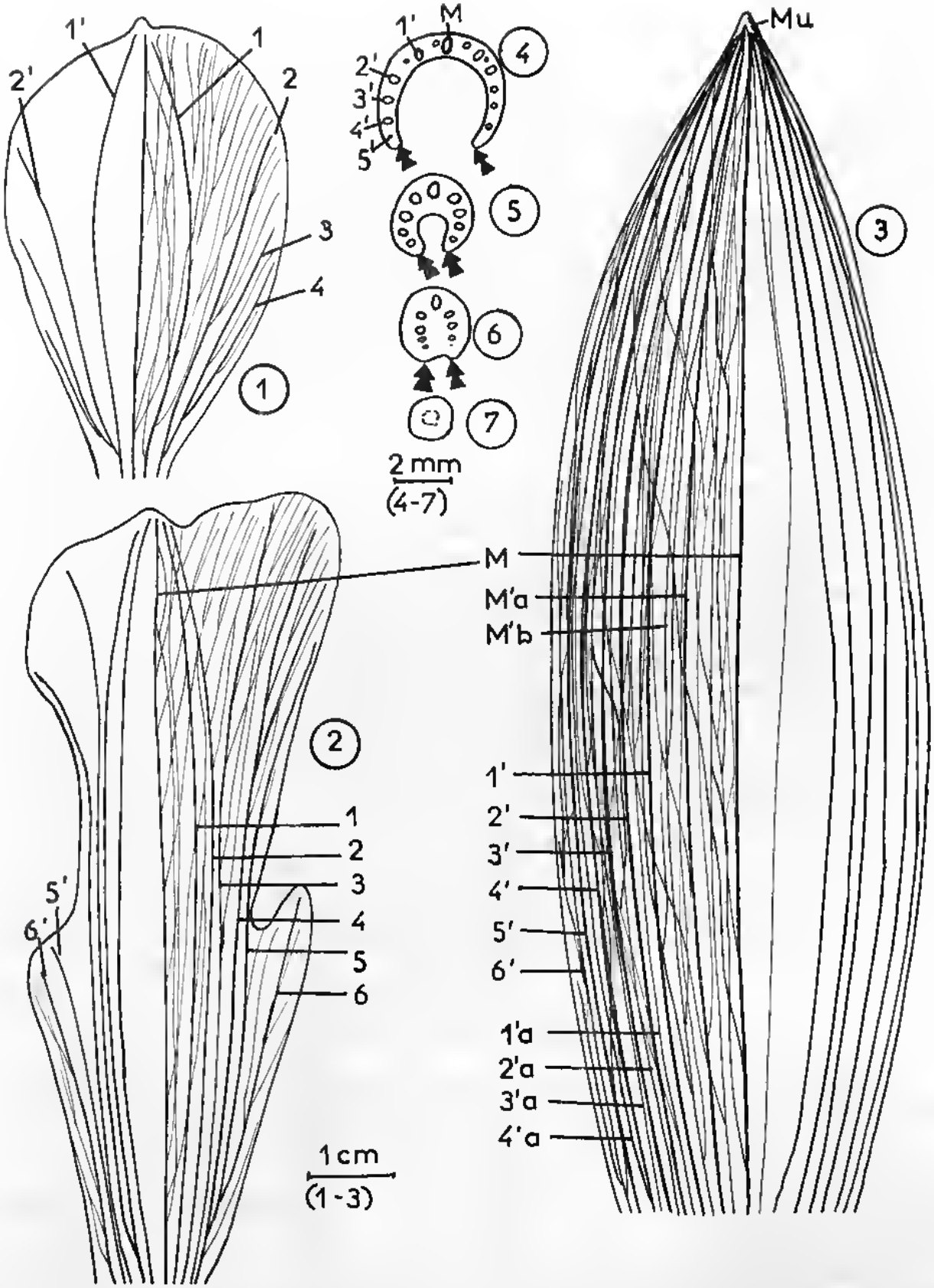


FIG. VII. — *Tulipa gesneriana*. — *1.* Vascularisation d'un tépale. A gauche sont seuls figurés les faisceaux principaux, à droite leurs rameaux sont indiqués. *2* s'insère sur la stèle à droite, *2'* s'insère sur *1'* à gauche.

2. Pièce de morphologie intermédiaire entre tépale et feuille. Au lieu de s'écarter en éventail, les faisceaux principaux proximaux se rapprochent du médian. Il y a six faisceaux principaux de chaque côté au lieu de quatre. Faisceaux secondaires figurés seulement à droite.

3. Feuille végétative. Faisceaux principaux confluant tous vers le mucron terminal. Des faisceaux secondaires longitudinaux (*1' a*, *2' a*, *3' a*, *4' a*) existent entre eux, et s'insèrent directement sur la stèle sauf *4' a* qui s'insère sur *4'*. Des faisceaux secondaires longitudinaux s'insérant sur la stèle existent aussi entre les faisceaux *M*, *M'a* et *1'* ou *M*, *Ma* et *1*. Vascularisation plus complexe que celle du tépale, mais tout à fait comparable.

4-7. Coupes transversales dans la région supérieure d'une feuille. Réduction de la face adaxiale (limitée par les

Tous droits réservés © MNHN, Paris

avec Clos (1875) que la lame correspond à l'ensemble de la gaine et du limbe non séparés, d'autant plus que le mode d'apparition de la ligule sur les glumelles virescentes de *Poa* nous a montré que la séparation des deux régions est secondaire.

e. *Cas général. Comparaison avec les feuilles monocotylédonoïdes de Dicotylédones*

Dans les cas où les nervures s'écartent à la partie supérieure (fig. VIII/2, cas d'*Hosta japonica* Asch. par exemple), il est bien plus simple d'admettre qu'il y a formation d'un limbe par étalement des tissus de la lame foliaire, *de la même façon que s'étale la lame foliaire au niveau d'un limbe d'Érable* par exemple (VIII/12).

La nervation d'une feuille de Scitaminée ou d'Aracée (*Xanthosoma* : Deinega, 1898 ; Ertl, 1932) paraît aussi fondamentalement comparable à celle d'une feuille de Dioscoréacée (fig. VIII/4, à droite ; XIII/1, 6, 7), mais le nombre de nervures principales est plus grand. Le même type se retrouve encore chez les Aristoloches (fig. XI/12) : c'est toujours l'épanouissement au niveau du limbe des faisceaux longitudinaux du pétiole. Chez les Liliacées du type *Hosta* ou les Scitaminées, les faisceaux s'épanouissent progressivement de l'extérieur vers l'intérieur et du bas vers le haut. Ceci est dû à la prépondérance de la croissance longitudinale pendant la première partie du développement de la feuille (voir Deinega, 1898). La même chose se produit en somme chez le Frêne, mais les faisceaux se rendent dans des folioles séparées. Il est probable que l'étude de la nervation d'une feuille à croissance pleuroplaste, comme celle du Tabac mettra en évidence une disposition très voisine de celle d'une feuille de Scitaminée, quoique obscurcie sans doute par des anastomoses secondaires, ce que laissent penser les observations de Sankewitsch (voir Guénès, 1969 e). Par contre, chez *Zebrina pendula* Schnizl. par exemple (fig. XVIII), les faisceaux s'écartent tous en *même temps* au niveau du sommet de la gaine, puis convergent vers le sommet du limbe.

Dans ces conditions, une feuille de Mélastomacée (fig. VIII/6) munie de une à trois nervures longitudinales reliées par des anastomoses horizontales paraît tout à fait comparable à une feuille de Dioscoréacée elle aussi à nombreuses anastomoses transverses. L'absence d'oreillettes dans la première, le fait que les faisceaux principaux n'atteignent pas le sommet dans la seconde ne sont sûrement pas des différences fondamentales.

Une telle feuille, lorsqu'elle ne compte que deux faisceaux longitudinaux, correspond bien à une feuille du type *Brosimum alicastrum* (Troll, 1939, p. 1085), dont les deux nervures latérales sont bien développées tandis que la région irriguée par des rameaux du faisceau médian est réduite. Ces deux nervures latérales privilégiées correspondent aux faisceaux 1 et 1′ de la feuille d'Abricotier. Elles sont indépendantes du médian chez *Brosimum* tandis qu'elles lui sont unies dans la feuille adulte d'Abri-

---

Fig. VIII. — Schémas interprétatifs de la vascularisation et de la morphologie foliaire. *1.* Feuille parallélinerve, à gauche faisceaux supposés s'unir chacun au précédent.

2. Type *Hosta*.

3. Type *Maranta* (« *Fiederstreifigkeit* » de Troll). A droite, on a supposé que la confluence ne se fait pas et que le limbe comporte un réseau entre les nervures principales. On obtient alors une nervation de type Dicotylédone.

4. A droite, type Dioscoréacée. A gauche, on a supposé l'existence d'un réseau de type Dicotylédone.

5. *Plantago coronopus*. Feuille parallélinerve de Dicotylédone. Les folioles peu développées reçoivent les faisceaux principaux (*2*, *3*) ou des rameaux de ceux-ci (*1 a*, *2 a*).

6. Type Mélastomacée. Nervation fondamentale de type *Hosta* avec anastomoses transverses.

7. *Convolvulus*. Limbe irrigué presque totalement par des rameaux du faisceau médian, les latéraux n'irriguent que sa région tout à fait inférieure.

8. *Prunus*. Faisceaux principaux supposés libres dans le pétiole. A droite, les latéraux se séparent du médian, et la région sus-jacente du limbe n'est irriguée que par des rameaux du médian. A gauche, limbe irrigué seulement par des rameaux du latéral.

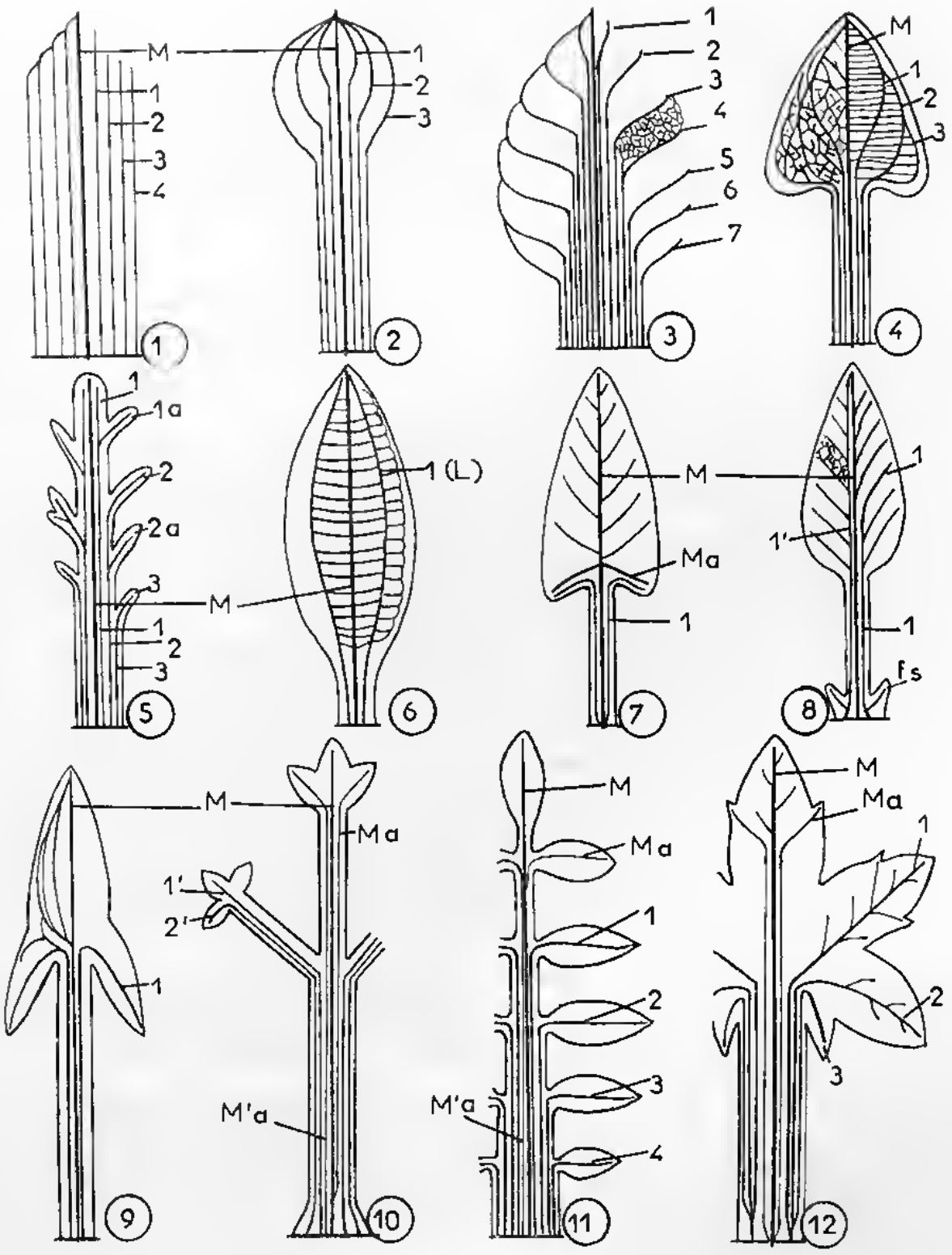
9. *Sagittaria*. Les latéraux irriguent les appendices latéraux. Comparer à la nervation de la feuille de *Convolvulus*.

10. *Aquilegia*. Faisceaux secondaires négligés. Trois folioles, les latéraux irriguent les folioles latérales.

11. (D'après Deinega, 1898.) *Fraxinus*. Le médian et ses deux rameaux irriguent le trio terminal, les latéraux les autres folioles. Comparer au type *Maranta*.

12. (D'après Deinega, 1898.) *Acer*. Médian et ses deux rameaux irriguant le lobe médian du limbe, latéraux irriguant les lobes latéraux en s'écartant en éventail.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

cotier. Dans les Mélastomacées à plusieurs nervures longitudinales, le pétiole comporte des faisceaux 1, 2, 3 qui passent dans le limbe pour former ces nervures, et convergent vers le sommet.

Les feuilles monocotylédonoïdes d'*Eryngium bromeliaefolium* ou *zosterifolium* dont nous avons parlé ont des faisceaux longitudinaux et des folioles très peu développées. On peut les rapprocher de feuilles du type de celles des Scitaminées (fig. VIII/3) où la région dans laquelle les faisceaux s'écartent à l'horizontale serait très peu développée. Chez les *Bupleurum canescens* Schousb. ou *junceum* L. (Troll, 1939, p. 1090), les faisceaux longitudinaux de la lame sont assez écartés les uns des autres et convergent au sommet. La disposition est exactement celle d'une feuille oblongue de Monocotylédone (Jacinthe ou Tulipe par exemple ; fig. VIII/1). Chez *Bupleurum fruticosum*, les trois faisceaux latéraux principaux de la lame s'écartent successivement de bas en haut, comme dans une feuille d'Aracée ou de Scitaminée.

Si l'on compare une feuille à nervures longitudinales (fig. VIII/1) et une où ces nervures s'écartent, soit en restant dans une lame continue (VIIf/3), soit en passant dans des folioles séparées (VIII/11), on peut dire avec Troll que les folioles *manquent* dans le premier cas. En fait, il paraît plus correct de dire que la croissance de la lame foliaire s'est faite de façon différente, et que les nervures sont rectilignes dans le premier cas parce que la croissance en longueur a été intense par rapport à la croissance en largeur du tissu situé entre les nervures, tandis que les deux modes de croissance ont une intensité plus équilibrée dans le cas de la figure VIII/3. L'espace compris entre chaque « étage » de ces nervures horizontales correspond à l'espace étroit situé entre les nervures longitudinales du premier cas. Enfin, si la croissance de la lame est discontinue et se fait en plusieurs points successifs, on obtient des folioles séparées (VIfl/11). Ce fait a été récemment étudié (Sparks et Postlethwait, 1967) dans le cas du *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taubert, Papilionacée présentant des feuilles entières, trifoliolées ou intermédiaires. La feuille trifoliolée et la feuille entière croissent de la même façon pendant un certain temps, puis la feuille entière continue à former une lame continue tandis que la croissance s'arrête dans la région des sinus de séparation dans la feuille trifoliolée.

La feuille d'*Eryngium planum* L., d'après Deinega (1898), est vascularisée à peu près de la même façon que celle d'une Monocotylédone du type *Hosta*, mais dans les régions distales du limbe, les faisceaux s'anastomosent en réseau. Les *Eryngium pandanifolium* Cham. et *yuccaefolium* Mich. ont des faisceaux nombreux et parallèles (ainsi que des faisceaux inversés surnuméraires). Chez *Eryngium campestre* L., le pétiole possède de nombreux faisceaux parallèles, dont des séries distales d'un à trois faisceaux passent successivement dans chaque penne ; chacune de ces séries sépare éventuellement ses constituants dans les pinnules. Si l'on suppose que les pennes ne sont plus séparées du rachis principal, on aura une continuation des faisceaux qui les irriguent jusqu'en haut du rachis, c'est-à-dire une feuille de type *E. pandanifolium*. Plutôt que de dire que les pennes de celle-ci ne sont pas développées, nous préférons dire qu'elles ne sont pas séparées du rachis, qui a crû de façon continue et non sous forme de plusieurs lames séparées. En fait, une étude détaillée du plan fondamental de la vascularisation de ces feuilles reste à faire.

Bien entendu, certains phyllomes de Monocotylédones (primefeuilles et bractées, préfeuilles), sont effectivement constitués de gaines seulement, mais pour la feuille végétative normale, il ne paraît pas possible d'adopter la même interprétation. Il semble n'y avoir aucune différence fondamentale entre les feuilles des deux classes, en particulier dans leur nervation, conformément à ce qu'admettaient Deinega (1898) et Goebel (1932, p. 1568).

L'existence d'un réseau de nervures secondaires munies de terminaisons libres (Pray, 1963 et travaux antérieurs) est beaucoup plus répandue chez les Dicotylédones, mais n'est pas inconnue chez les Monocotylédones (cas de nombreuses Orchidées et Aracées, voir Schuster, 1910). Nous avons pour cette raison figuré en VIII/3 un réseau de nervures dans le compartiment formé par les nervures principales d'une feuille de type Aracée. Les nombreuses anastomoses longitudinales et obliques de la feuille de Tulipe sont d'un type intermédiaire entre les anastomoses transverses des Monocotylédones et le réseau des Dicotylédones.

Source : MNHN, Paris

5. Conclusion sur l'architecture de la lame foliaire

Nous comprenons la lame foliaire comme une lame tissulaire produite par l'axe, dans laquelle se différencient des éléments conducteurs.

Dans une région qui ne croît que longitudinalement les éléments conducteurs seront en faisceaux longitudinaux séparés, si la différenciation se fait en laissant des espaces de parenchyme intermédiaire, ou bien formeront un seul faisceau massif mais multiple (cas de la nervure médiane de la feuille de Tabac, Avery, 1933 ; autres exemples dans Petit, 1887, 1889). La nature multiple de tels faisceaux avait été déjà postulée par Hasselberg (1937). Lorsque la croissance se fait ensuite ou presque en même temps dans le sens transversal, on observe un écartement des faisceaux parallèles en éventail (écartement de tous les faisceaux au même point) ou un écartement successif des faisceaux de plus en plus centraux (fig. VIII/3). L'examen d'un faisceau médian de feuille de Liseron ou d'Abricotier par exemple, montre bien cet épuisement progressif du faisceau par émission latérale de ses régions distales. Dans le cas de l'Abricotier, le faisceau complexe qui entre dans le limbe est formé de deux latéraux qui émettent sur les côtés des faisceaux, puis le reste de chacun des deux latéraux s'écarte lui-même du médian, qui commence à s'épuiser à son tour en faisceaux se rendant dans le limbe.

Les faisceaux principaux, différenciés les premiers le sont sans doute dans la direction de la croissance des files cellulaires qui constituent la feuille. Par contre, les faisceaux du réseau se forment dans des procambiums différenciés plus tard sans égard à la direction de la croissance des files cellulaires, mais dans le tissu formé par leur élargissement tangentiel.

Dans une feuille où la croissance se fait dans le sens longitudinal (Œillet, Monocotylédones à feuilles rubanées) ou en éventail (feuilles à croissance basiplaste), il n'est pas possible, comme le fait remarquer Dulieu (1967-1968) de trouver sur une coupe transversale des relations de filiation entre cellules sous-épidermiques de la marge et cellules du mésophylle. Si, au contraire, après le développement d'un cône central, la croissance se fait dans le sens transversal (feuille à croissance pleuroplaste), on pourra mettre en évidence une telle filiation au niveau du limbe, puisque les files seront presque horizontales (perpendiculaires à l'axe du cône) à ce niveau.

Cette interprétation de la feuille est en somme une modernisation de celle de de Candolle (1827, 1, p. 290), qui distinguait parmi les feuilles, celles où les « fibres » (vaisseaux et fibres proprement dites) qui seraient réunies dans le pétiole « divergent, pour former le limbe, d'après deux principes différents : 1° les unes se séparent en formant, ou avec la base, ou avec son prolongement, un angle proprement dit, et le plus souvent aigu : on pourrait les appeler feuilles *angulivernes* ; 2° les autres se séparent en formant sur la base ou son prolongement une courbure plus ou moins prolongée : on les désignera par comparaison sous le nom de *curvinerves* ». Le premier cas se trouvait chez les Dicotylédones, le second chez les « vrais limbes des feuilles des Monocotylédones ». Le premier type comprenait les feuilles pennivernes, palminerves, peltiverves et pédalinerves. Le second comprenait les feuilles à nervures convergentes (*Hemerocallis*, Graminées), et divergentes, comme celles des Musacées. De Candolle considérait (p. 299-300) « l'idée même de la structure foliacée », comme « un pétiole long ou court et formé par un faisceau de fibres ; ces fibres, en divergeant d'après ces systèmes divers, s'écartent les unes des autres et forment des nervures ; chacune de ces nervures se ramifie d'après un système donné et ainsi de suite, jusqu'à ce que presque toutes les fibres d'un même faisceau, et tous les vaisseaux d'une même fibre soient isolés... ». Une telle ramification est bien ce qui résulte de la différenciation progressive des procambiums en rameaux de moins en moins volumineux.

De Candolle remarquait aussi que dans les feuilles palminerves chaque nervure qui s'écarte comme les doigts de la main est à son tour ramifiée suivant le mode penninerve, de sorte (p. 293) « qu'on pourrait considérer une feuille palminerve comme formée d'autant de folioles penninerves, soudées à leur base, qu'elle a de maîtresses nervures..., les familles qui présentent des feuilles palminerves offrent souvent aussi des feuilles composées d'une manière analogue ». Il envisageait aussi (p. 318) qu'on puisse considérer « toutes les feuilles des Dicotylédones... comme des limbes pennés diversement soudés entre eux », parce que dans les feuilles composées, la nervation des folioles est toujours pennée. C'était une manière d'exprimer la correspondance entre feuille composée et feuille simple ; elle revient

Source : MNHN, Paris

en somme à celle que nous avons admise, mais exprimée d'une façon un peu discutable, à cause de l'emploi du terme de « soudure ». De Candolle ne l'exposait d'ailleurs qu'avec beaucoup de précautions.

Mais de Candolle pensait (p. 288) que c'est en la divergence des fibres pétiolaires que consiste « l'idée du limbe », et l'absence de cette divergence dans les feuilles rubanées de Jacinthe ou d'*Aloe* était une des raisons qui les lui faisaient considérer comme des pétioles.

6. Les stipules

On a longtemps considéré les stipules comme des organes foliacés indépendants de la feuille, ce qu'exprime encore leur nom allemand (*Nebenblätter*). Les ontogénistes (Eichler, 1861) ont montré qu'elles dépendent de la base foliaire à partir de laquelle elles se forment. L'anatomie a révélé aussi qu'elles sont irriguées à partir des traces latérales de la feuille, ce que nous avons vu ici à propos de celles de l'Abricotier (voir aussi le cas de *Trifolium repens* L., fig. XXXII/9, et Lestiboudois, 1840 ; Colomb, 1887 ; Sinnott et Bailey, 1914 ; Dormer, 1944 ; Majumdar et Pal, 1958). Elles sont donc des appendices de la base foliaire (*Unterblatt*) comme les folioles sont des appendices de la portion supérieure (*Oberblatt*), et on a pu les considérer comme homologues des folioles (Van Tieghem, 1891, p. 292). Elles peuvent d'ailleurs prendre la forme de petites folioles ou de feuilles, comme chez *Sambucus ebulus* L. ou les Rubiacées. Fréquemment, les stipules se développent de bonne heure, avant que les folioles ou les lobes de la portion supérieure de la feuille soient mis en place, et prennent une grande importance, recouvrant presque tout le primordium foliaire même si ensuite, par arrêt de leur croissance, elles n'ont plus qu'une importance extrêmement faible par rapport à la portion supérieure (cas des Crucifères). Ce *développement proleptique* (Troll, 1939, p. 1250) a été considéré comme caractéristique des stipules et Weberling (1957) pense que les appendices de la base foliaire d'*Impatiens scabrida* DC., *roylei* Walp. ou *parviflora* DC. par exemple, qui ne montrent pas ce type de développement, ne doivent pas être appelés stipules ; ce seraient des « achyrodes », terme suggéré à l'auteur par Troll. De même les appendices de la base des feuilles de *Plumbago capensis* Thunb., dont le développement n'est pas proleptique, ne seraient pas des stipules, mais proviendraient de la foliarisation de la base, comme les oreillettes des Composées notamment. Certaines espèces de *Plumbago* possèdent d'ailleurs des oreillettes de ce genre et une lame foliacée continue, sans séparation nette entre base et portion supérieure.

En fait, on sait aussi (Troll, 1939, p. 1275-1281) que les stipules peuvent devenir foliacées et importantes par rapport au limbe, comme chez *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl., *Crataegus oxyacantha* L., *Viola tricolor* L., etc. Dans ces plantes, existent à la fois des stipules typiques (rameaux courts des deux premières espèces, feuilles inférieures de la troisième), et des stipules foliacées. Ces dernières sont interprétées comme telles, mais ressemblent tout à fait aux oreillettes de Composées ou d'*Eryngium giganteum* Bieb., qui sont aussi irriguées par des rameaux des faisceaux distaux pétiolaires. Cependant Weberling (1956) estime qu'il ne s'agit que d'une convergence parce que les oreillettes ne montrent pas de développement proleptique et ont une croissance immédiatement latérale, et non d'abord dirigée vers le haut, comme les stipules de *Crataegus*.

Chez les Composées, ces oreillettes se fondent souvent au niveau des bractées, avec le limbe le pétiole qui forme alors des ailes latérales, en une lame continue, représentant à la fois la portion supérieure (*Oberblatt*) et la base munie de ses deux oreillettes, c'est-à-dire de ses stipules. Or, une telle confluence se produit aussi parfois entre les stipules et la portion supérieure de la feuille de *Crataegus oxyacantha* L. (Bugnon, 1926). Ainsi, apparaît la lame foliaire fondamentale, non divisée en éléments secondaires. Les oreillettes sont simplement au niveau de la base ce que sont les régions latérales au niveau de la portion supérieure (voir les nombreuses illustrations de Troll, 1939, p. 1291-1297 et surtout de Weberling, 1956).

Toutefois, Weberling (1956) a montré que les oreillettes des feuilles de Crucifères appartiennent à la portion supérieure (*Oberblatt*), et n'ont donc rien à voir avec les stipules, qui, effectivement, sont encore visibles, très petites, en dessous des oreillettes.

Troll (1939, p. 1303-1305) avait déjà admis que chez des plantes comme l'Aigremoine, l'*Alchemilla vulgaris* L. et surtout la Benoîte, où les stipules sont peu ou presque pas développées dans les

Source : MNHN, Paris

feuilles inférieures puis le sont fortement, dans les feuilles caulinaires des deux premières espèces, et dans les feuilles des rameaux axillaires floraux de la troisième (ce qui va de pair avec une réduction de la portion supérieure), ces stipules se forment par foliarisation de la base. A notre avis, les stipules sont toujours un aspect de cette foliarisation, soit sous forme de « folioles », recevant un ou plusieurs rameaux des faisceaux latéraux, soit sous forme d'oreillettes.

Les oreillettes des feuilles de Graminées (*Hordeum* par exemple, Arber, 1934, p. 288) sont de nature toute différente ; elles sont situées à la base du limbe et les faisceaux longitudinaux de celui-ci s'incurvent dans ces oreillettes, reviennent sur eux-mêmes et se poursuivent dans le limbe. Elles sont la conséquence d'une croissance intercalaire en largeur localisée dans une région inférieure du limbe. De telles oreillettes se trouvent aussi au sommet de la gaine de plusieurs Aracées (*Pothos*, *Pothidium*, Velenovský, 1907, p. 451, fig. 289 ; Troll, 1939, p. 1300), où elles forment de fausses stipules.

Les stipules peuvent avoir la forme de petites folioles ou de feuilles comme chez *Sambucus ebulus* ou des Rubiacées. Dans la première espèce (Troll, 1939, p. 1271), il y a en général une stipule, éventuellement unie à son homologue de la feuille opposée en une stipule interpétiolaire, de chaque côté de la base. Mais il peut y en avoir deux, la plus jeune étant la plus inférieure, et une stipule interpétiolaire, commune aux bases des deux feuilles opposées et plus jeune que les quatre stipules libres. Chez les Rubiacées, les stipules se développent de façon basipète, les plus jeunes étant unies en une stipule interpétiolaire (Franke, 1896 ; Troll, 1939, p. 1272-1274). Ainsi, de même que la portion supérieure, la base foliaire peut donner naissance à plusieurs folioles stipulaires à développement basipète. Cependant, Weberling (1957) admet que dans ces cas, la distinction entre base et portion supérieure n'est pas nette et qu'il s'agit en fait de folioles normales de la portion supérieure.

Dans le cas des *Lotus*, *Dorycnium* et *Bonjeania*, Norman (1857) a montré que les « stipules » sont en fait des folioles séparées du « trio » terminal par un long rachis. En effet, les stipules véritables, très peu développées, peuvent être observées en dessous de ces pseudo-stipules, qui méritent alors ce nom. Le cas de *Tetragonolobus* est douteux (Norman, 1857 ; Irmisch, 1859).

Mais dans d'autres plantes à feuilles composées munies d'appendices stipuliformes, on a été amené à considérer ceux-ci comme des pseudo-stipules, c'est-à-dire des folioles modifiées, sans qu'existent par ailleurs des stipules vraies. Ainsi Weberling et Leenhouts (1965) admettent que chez les Burséracées, les « stipules » sont en fait des folioles réduites, elles ne se développent pas proleptiquement et leur développement s'insère dans la série acropète des folioles (cas des *Garuga*, *Dacryodes*, *Canarium* sect. *Pimela* et *Africanarium*). Mais chez les *Canarium* sect. *Canarium*, les auteurs admettent que les stipules *peuvent* être considérées comme appartenant à la base foliaire (peu nette pendant l'ontogénie), et en tout cas, qu'elles se développent proleptiquement. Ces appendices se comportent donc comme de vraies stipules. Chez les Simarubacées, il n'y aurait que des pseudo-stipules, qui ne montrent pas de développement prolcptique, et se développent, chez *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (*A. glandulosa* Desf.), au niveau de l'insertion du primordium foliaire, mais après que les folioles se soient ébauchées en ordre acropète. Elles sont au contraire les premiers éléments de la série acropète de folioles chez *Picrasma ailanthoides* Bunge, tandis que chez *P. javanica* Bl., les stipules montrent bien un développement proleptique.

Weberling et Leenhouts proposent pour les appendices des *Canarium* sect. *Canarium* le terme de métastipules, parce qu'ils sont absolument comparables aux stipules, mais semblent dérivés de pseudo-stipules.

Les auteurs admettent que les stipules de Dicotylédones ont peut-être évolué suivant les groupes à partir de lobes de la base, ou à partir de folioles de la portion supérieure (voir aussi Weberling, 1967).

A notre avis, la base n'est pas fondamentalement différente de la portion supérieure (*Oberblatt*), et si les deux régions ne sont pas distinctes nettement, il faut considérer la feuille comme elle est, sans vouloir rapporter à la portion supérieure tous les appendices qui se forment. Il n'y a pas ici de portion supérieure proprement dite, soit que la feuille soit primitive soit qu'elle soit évoluée. Nous pensons donc que les pseudo-stipules de Weberling sont en fait ce que nous appellerons des *protostipules*, c'est-à-dire des éléments de la lame foliaire en train de se « stipulariser », tandis que le reste de la feuille

Source : MNHN, Paris

est en train de se « cliver » en base et portion supérieure (1). Quant aux « métastipules », ce sont des stipules ; elles en ont tous les caractères. Le terme de pseudo-stipule doit être réservé aux cas des *Lotus*, *Dorycnium* et *Bonjeania*.

L'étude de la succession des phyllomes formés au moment du débourrement d'un bourgeon, chez *Ailanthus altissima*, montre que les stipules sont d'abord des dépendances de la lame foliaire, qui d'abord entière, isole les seules stipules insérées assez haut sur le pétiole. Puis tandis que la lame foliaire se découpe en folioles, les stipules se réduisent et se trouvent à l'insertion même du pétiole sur la tige. La succession des phyllomes menant aux bractées chez *Canarium decumanum* GAERTN. montre le phénomène inverse : les stipules s'incorporent à ce qui reste de la région supérieure de la feuille pour former la bractée continue (WEBERLING et LEENHOUTS, 1965).

Nous avons nous-même étudié le cas d'*Ailanthus altissima*, mais nous ne donnerons pas de figure, puisque déjà SCHILLER (1903) et WEBERLING et LEENHOUTS (1965, p. 546-549) en ont publié. La feuille de cette plante montre une vascularisation comparable à celle de la feuille du Frêne (voir ci-dessous) et la disposition fondamentale est aussi cachée par le développement de faisceaux intermédiaires et inversés dans le pétiole et le rachis. Néanmoins, les faisceaux s'écartent en éventail dans l'écaille indivise, puis dans les phyllomes qui commencent à isoler des stipules et des folioles, quelques faisceaux distaux passent successivement dans ces appendices. D'ailleurs, les figures de SCHILLER (1903) suggèrent que l'étude de la vascularisation des prémefeuilles de nombreuses plantes ligneuses permettra de faire la même constatation et de mieux comprendre la structure de la feuille. Nous comptons étudier ultérieurement cette question.

Il est remarquable que SCHILLER ait trouvé chez *Gymnocladus canadensis* LAM. et *Gleditsia triacanthos* L. (2), *sinensis* LAM. et *capsica* DESF., des « stipules » présentes sur les premières feuilles des rameaux seulement, et apparaissant de la même façon que chez *Ailanthus*. On peut penser, dans ces conditions, que les stipules des Légumineuses sont comparables aux folioles comme celles des Simarubacées, ce qu'envisage SCHILLER. Toutefois, il se pourrait que les vraies stipules, homologues de celles des Légumineuses, manquent chez *Gymnocladus* et *Gleditsia*, qui ne formeraient que des pseudo-stipules du type *Lotus*.

Bien entendu les stipules ne sont pas obligatoirement dérivées phylogénétiquement de folioles, mais lorsqu'une feuille composée possède des stipules, celles-ci sont des stipules typiques si la feuille est aussi divisée en base et portion supérieure et si elles ont un développement proleptique, elles sont des « protostipules » si la feuille ne montre pas de division en deux articles et si elles n'ont pas un développement proleptique. *Dans tous les cas, elles sont homologues des folioles qui se forment dans la région supérieure de la feuille, cette homologie étant plus nette dans le dernier cas.* Si la feuille est entière, la région inférieure, nettement différenciée en base ou non, peut former encore une ou plusieurs paires de stipules, qui sont ses folioles.

De toute manière, le limbe divisé ou non en folioles, le pétiole, la base et les stipules ne sont que des portions de la lame foliaire fondamentale, qui apparaît souvent continue au niveau des cataphylles, des prémefeuilles ou des pièces bractéales ou florales comme nous le verrons.

7. L'UNIFACIALITÉ DANS LA FEUILLE

Alors que la feuille est un organe fondamentalement aplati, et par conséquent limité par deux faces, supérieure et inférieure, surmontant le plus souvent des tissus différents, il arrive que diverses parties de la feuille ne présentent que la surface morphologiquement externe (abaxiale) ou beaucoup

(1) WEBERLING et LEENHOUTS envisagent d'ailleurs qu'on puisse considérer les segments inférieurs de la série de pennes, homologues des pseudo- et métastipules, comme formés par la base. La base comme la portion supérieure pourraient alors prendre part à la formation des pennes d'une feuille. WEBERLING et LEENHOUTS ne pensent pas, à juste titre, qu'on puisse interpréter partout les stipules comme des folioles phylogénétiquement modifiées et annoncent un travail à venir sur l'interprétation des stipules dans les cas (Rosacées, Papilionacées) où cette façon de voir ne leur paraît pas possible. Nous avons récemment trouvé chez les Groseilliers des exemples de bases foliaires imparfaitement distinctes de l'*Oberblatt* (GUÉDÈS, 1972 a).

(2) Voir NEVILLE, 1964, 1970.

Source : MNHN, Paris

plus rarement la surface interne sur tout leur pourtour. Elles sont alors dites unifaciales (voir aussi le schéma 6). On peut interpréter la structure formée comme le résultat de l'union congénitale des marges théoriques de la partie de la feuille en question, ou plus simplement comme due à la réduction allant jusqu'à l'annulation de la surface adaxiale (ou parfois abaxiale) d'une région de la feuille (processus d'ailleurs aussi nécessaire dans le cadre de la première interprétation). La nature foliaire est encore reconnaissable à la structure à symétrie bilatérale. Si les faisceaux sont fondamentalement disposés en une rangée, ils se disposent en un arc ou en un cercle dans la portion unifaciale. Souvent, mais pas toujours, les deux faisceaux distaux de l'arc naissent unis en un seul, qui est opposé au faisceau médian de la feuille. Ce dernier devient alors le dorso-médian et le faisceau mixte qui lui est opposé est le ventro-médian. *Les faisceaux sont de plus en plus petits en allant du dorso-médian au ventro-médian.*

Cette notion joue un rôle extrêmement grand dans la morphologie foliaire (1). Elle a été mise en évidence principalement par Buchenau (1890) en ce qui concerne la feuille des Joncs, Ross (1892-1893) pour celle des Iridacées, Čelakovský (1903) dans un mémoire posthume assez peu connu parce que rédigé en tchèque, où sont passées en revue de nombreuses espèces de Monocotylédones, Schrödinger (1914) dans le cas des Renonculacées, et Goebel (1913, 1928). Bien entendu plusieurs auteurs avaient signalé les caractères anatomiques des feuilles unifaciales (Liliacées, Renonculacées, etc.) mais sans s'attacher à l'interprétation morphologique. C'est en fait à Troll (1931, 1932, 1933, 1934, 1939) qu'on doit les études les plus détaillées de ces dispositions et l'application de ces notions à certains phyllomes floraux. Watari (1936, 1939) a aussi contribué à l'étude de l'unifacialité, en particulier chez les Érables et les Saxifragacées, en montrant la complexité des rapports entre celle-ci et l'anatomie de l'organe adulte. On ne peut que renvoyer à Troll (1937, p. 13-14 ; 1939, p. 1174-1189, 1201-1215, 1230-1233, 1257-1270, 1612-1630, 1730-1897) pour un exposé extrêmement détaillé.

L'ontogénie des feuilles à pétiole unifacial a été étudiée par Troll et Meyer (1955) qui ont montré que le primordium acquiert sa forme par l'activité d'un « méristème d'arrondissement » situé du côté ventral, comme le méristème ventral d'un pétiole bifacial. C'est dans ce méristème qu'apparaissent les faisceaux adaxiaux de l'arc vasculaire. Si ce méristème est peu actif, l'organe reste plat, tout en étant unifacial et les faisceaux ventraux peuvent ne pas exister ; l'unifacialité n'apparaît pas alors dans l'anatomie. C'est ainsi qu'on peut interpréter l'anatomie des pétioles de *Caltha obtusa* Chees., *novae-zelandica* Hook f., *appendiculata* Pers. ou *limbata* Schlecht à trois faisceaux normalement orientés et *C. dionaeefolia* Hook f. dont le pétiole ne comporte plus que le faisceau médian. D'autres exemples de telles feuilles « unifaciales aplanies », ou « pseudodorsiventrales » sont citées par Troll (1939, 1209-1215) et Čelakovský (1903), notamment chez des Aracées et des Liliacées.

a. *La feuille de* Ginkgo biloba L.

Le problème des cataphylles pétiolaires

Nous avons étudié un cas d'organe montrant une unifacialité non traduite dans l'anatomie chez *Ginkgo biloba* L. (Guédès, 1966 f). L'étude de la succession des phyllomes au moment du débourrement d'un bourgeon permet de montrer que l'écaille de bourgeon correspond au pétiole de la feuille végétative et est unifaciale. Le limbe n'existe pas en effet dans les écailles de bourgeon, et il apparaît progressivement dans les premiers phyllomes du rameau (déjà formés dans le bourgeon, fig. IX/1-5) ; les larges marges membraneuses de l'écaille ou des phyllomes intermédiaires n'ont rien à voir avec les marges du limbe, mais au contraire se continuent sur sa face dorsale (fig. IX/5), les marges vraies du limbe confluent en une zone transverse (*Querzone* de Troll) qui indique le passage de la région inférieure unifaciale à la région supérieure bifaciale (fig. IX/4, flèche). Les marges de l'écaille sont donc de

(1) Elle nous paraît s'appliquer aussi, avec celle d'hypopeltation vraie par apparition d'une zone transverse dorsale, à des carpophores de Champignons (Guédès, 1969 h). Les mémoires de Cusset (1970) et Hagemann (1970) qui la critiquent à divers points de vue sont parus trop tard pour pouvoir être discutés dans ce travail.

Source : MNHN, Paris

fausses marges, elles se développent de moins en moins dans les feuilles formées plus tard. Ces feuilles présentent souvent encore (fig. IX/8-9) un bourrelet (zone transverse) au sommet du pétiole. Souvent celui-ci n'est plus apparent (IX/7). Le pétiole présente aussi du côté adaxial deux bourrelets limitant une dépression médio-ventrale ; il s'agit encore de fausses marges, comparables à celles des feuilles d'*Helicodiceros muscivorus* Engl. ou de *Schismatoglottis pulchra* N. E. Br. (Troll, 1939, p. 1210-1211).

On comprend que dans ces conditions le *Ginkgo* puisse former occasionnellement des feuilles peltées (fig. IX/11), déjà signalées par plusieurs auteurs (voir Guédès, 1966 f). Il suffit pour cela que la région supérieure adaxiale du pétiole, au lieu de rester sous forme de zone transverse se continue par une portion de lame foliaire. De plus, nous avons trouvé des cas (fig. IX/12-14) où les marges de la zone transverse se prolongent en un bourrelet au niveau de la région moyenne de la feuille ; il s'agit d'une structure *diplophylle*. Il est fréquent aussi que deux fausses marges adaxiales du pétiole s'unissent à leur tour en une seconde zone transverse (fig. IX/13, flèche), qui peut se rapprocher beaucoup de la première (IX/13-14) jusqu'à se superposer à elle (IX/15). La cavité extrêmement réduite formée par cette seconde zone transverse est limitée à la fois à l'extérieur et à l'intérieur par la face morphologiquement externe, puisqu'elle correspond au repliement du pétiole déjà unifacial. Nous trouverons d'autres exemples de cette disposition.

Le bourrelet médian de la feuille diplophylle est limité de part et d'autre par les deux marges gauche et droite de la feuille ; celles-ci se continuent souvent jusqu'au niveau de l'échancrure médiane de cette feuille (1). Ces marges se poursuivent alors non pas sur le bord de l'échancrure, mais un peu intérieurement (fig. IX/16, flèche). D'ailleurs la zone transverse d'une feuille peltée (IX/8, flèche) ou diplophylle (IX/16, *id.*) se continue également un peu intérieurement par rapport au bord apparent du limbe. La vraie marge du limbe nous paraît être celle indiquée par les flèches des figures IX/8, 9, 16, quoique rien ne l'indique dans la vascularisation. Nous signalerons dans la feuille d'Aristoloche un cas comparable de déplacement des marges du côté ventral, mais alors le phénomène se traduira dans l'anatomie vasculaire. Il arrive que la feuille soit profondément divisée en deux lobes dont l'un est pelté (fig. IX/17), comme si les marges présentes au niveau du bourrelet diplophylle s'étaient séparées l'une de l'autre.

(1) On sait que les feuilles des rameaux longs et des jeunes plantes sont profondément échancrées au milieu, chacun des deux lobes étant lui-même divisé. Le polymorphisme foliaire du *Ginkgo* est bien mis en évidence par Chamberlain (1935, fig. 206-207) ; voir aussi Buscalioni et Trincheri (1907) et les travaux cités dans Guédès (1966 f). Ses aspects physiologiques sont discutés par Critchfield (1970).

Fig. IX. — *Ginkgo biloba*. — *1-3*. Écailles gemmaires. En *3* apparaît une ébauche de limbe (flèche).

4-5. Primefeuille, vue ventrale (*4*) et dorsale (*5*). La flèche indique en *4* le niveau de la zone transverse, en *5* la limite supérieure des fausses marges au dos du limbe.

6. Feuille inférieure d'un rameau dont la zone transverse a formé un appendice (indice de diplophyllie).

7. Feuille de type habituel. Pétiole à deux bourrelets se poursuivant en bas du limbe, sans former de zone transverse.

8-9. Zone transverse, en bas du limbe, en continuité avec la marge vraie du limbe (flèche).

10. Zone transverse, limbe profondément divisé.

11. Feuille peltée, limbe muni d'échancrures dorsale et ventrale.

12. Feuille diplophylle. Deux bourrelets ventro-médians formés par la zone transverse. Le limbe présente deux bourrelets adaxiaux.

13. Feuille diplophylle, les bourrelets adaxiaux du limbe forment de plus une seconde zone transverse (flèche).

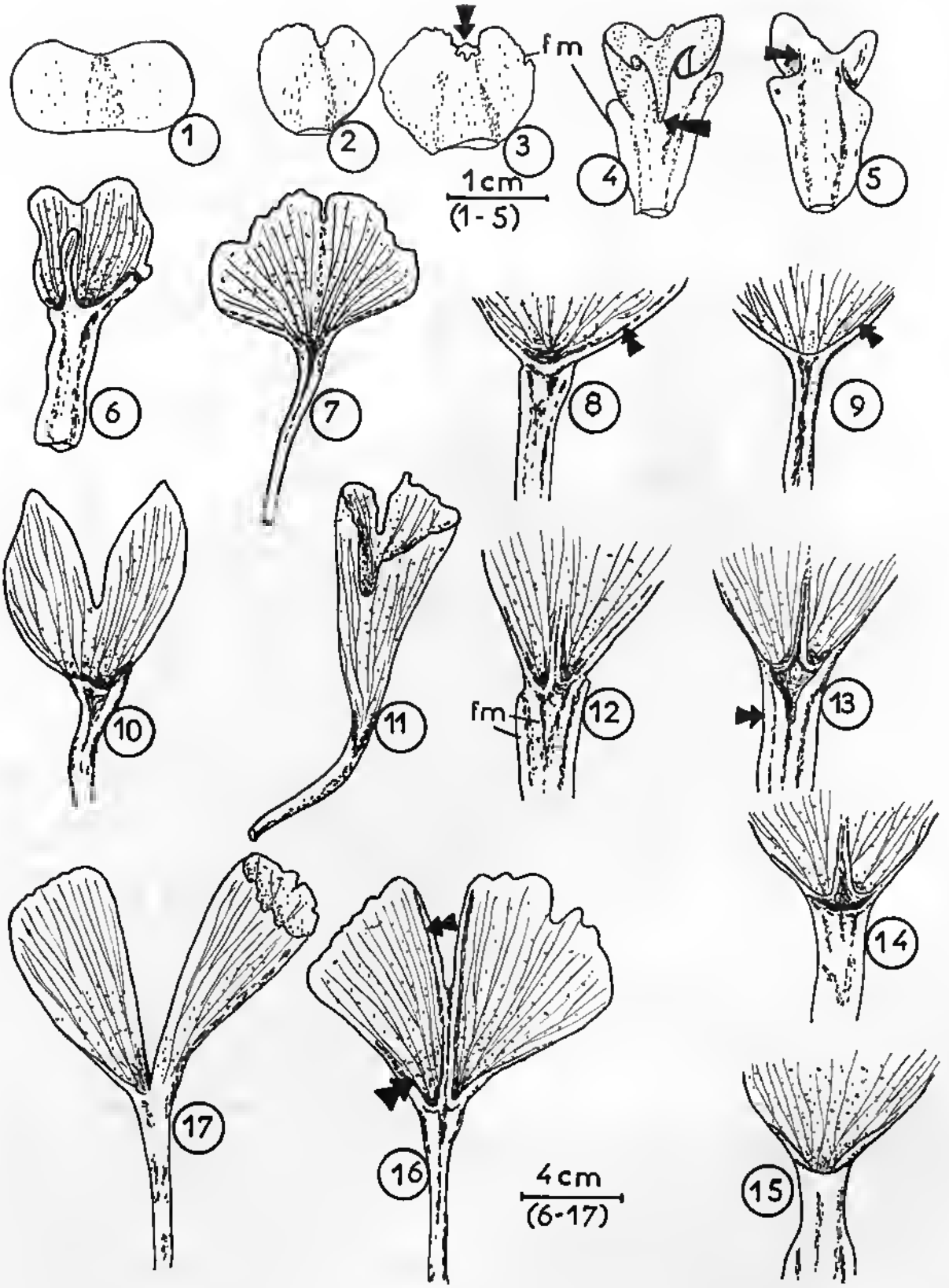
14. *Id.* La seconde zone transverse est très rapprochée de la première.

15. Seconde zone transverse (inféricure) seule visible. Les marges vraies semblent s'enfoncer dans la petite cavité qu'elle forme. Cas très fréquent.

16. Feuille diplophylle montrant la continuité des bourrelets adaxiaux du limbe avec les marges vraies au niveau de l'échancrure du limbe (flèche inférieure), comme en *8-9*.

17. Feuille à limbe divisé en une moitié peltée et une moitié épeltée.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Tout ceci nous conduit au schéma suivant de la feuille de *Ginkgo* :

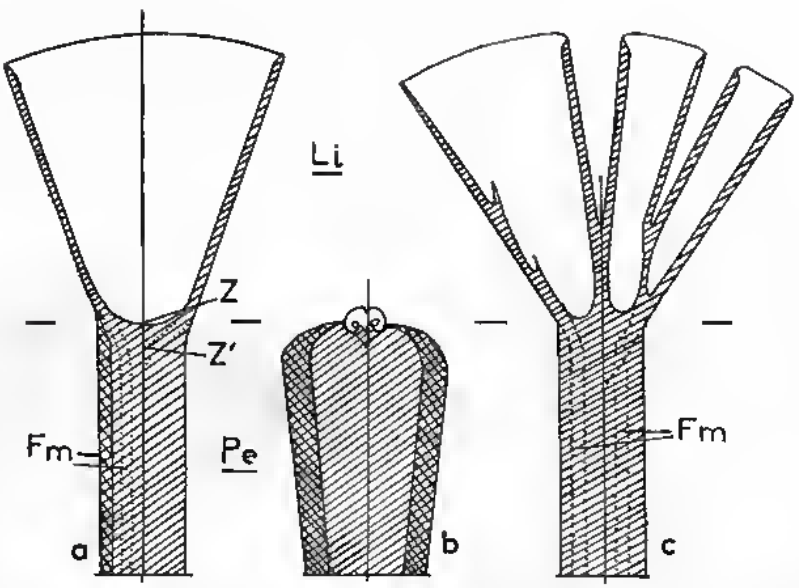


Schéma 1. — *Ginkgo biloba.* — **a.** Feuille adulte à limbe non échancré, **b.** Primefeuille portant une ébauche de limbe. **c.** Feuille à limbe divisé en deux lobes, celui de droite étant lui-même échancré.

Fm fausses marges, *Pe* pétiole, *Li* limbe, *Z* zone transverse formée par les marges vraies du phyllome, *Z'* zone transverse secondaire formée par les fausses marges (une moitié seulement de cette zone est figurée en a, à droite). Voir texte. Les hachures indiquent la surface morphologiquement abaxiale (dorsale) du phyllome, les hachures croisées les fausses marges membraneuses.

L'étude anatomique (Sprecher, 1907 ; ici fig. X) ne montre pas de vascularisation dans la région adaxiale du pétiole, dont l'unifacialité n'avait pas été signalée sans doute à cause de cela.

La diplophyllie ne s'accompagne pas dans les cas étudiés ici de manifestation anatomique (fig. X/15-16), les régions ventrales ne sont pas vascularisées. Il s'agit d'une diplophyllie fruste.

Une feuille peltée au contraire (fig. X/6-10) est modifiée anatomiquement. Mais il n'y a pas adjonction au niveau du pétiole de faisceaux qui irrigueraient la région antérieure, comme on pourrait s'y attendre. Au contraire, les deux faisceaux normaux du pétiole, au lieu de faire entre eux un angle ouvert du côté ventral (fig. X/3), se rapprochent et sont opposés l'un à l'autre par leurs pôles ligneux dans le pétiole de la feuille peltée (fig. X/7-8). De ceci nous avons conclu que la feuille peltée est formée de la seule région abaxiale, déjà vascularisée, de la feuille normale, mais cette région, au lieu d'être plane, est reployée sur elle-même. Les quatre faisceaux de la base du limbe pelté correspondent à ceux de la base du limbe plan (fig. X/4 et 9), mais sont orientés différemment. Il s'ensuit que la région ventrale non vascularisée du pétiole unifacial normal *manque* dans celui de la feuille peltée. La peltation n'est pas due au développement de cette région, mais à sa disparition, liée à la réorganisation de la région abaxiale.

Les intermédiaires que l'on voit lors du débourrement d'un bourgeon sont comparables aux stades de développement de la feuille (Trécul, 1853 ; Fankhauser, 1883 ; Goebel, 1932, p. 1542-1544 ; Troll, 1939, p. 1063-1064). La croissance marginale dure très longtemps, et le pétiole est mis en place d'abord, puis la croissance de ses marges supérieures détermine la formation de l'ébauche du limbe.

L'écaille de bourgeon correspond d'après ce que nous avons dit au *seul pétiole*, fait déjà signalé par Goebel (1932, p. 1550). Ce pétiole subit dans l'écaille une forte croissance en largeur le long de deux fausses marges. Mais ce pétiole écailleux est néanmoins *unifacial*, comme le montre le mode d'apparition du limbe dans les primefeuilles.

L'existence d'écailles gemmaires pétiolaires avait été admise déjà par Loefling en 1749 puis par de Candolle (1827, 2, p. 213), Henry (1846), Clos (1856) et Schiller (1903), dans les cas de

Source : MNHN, Paris

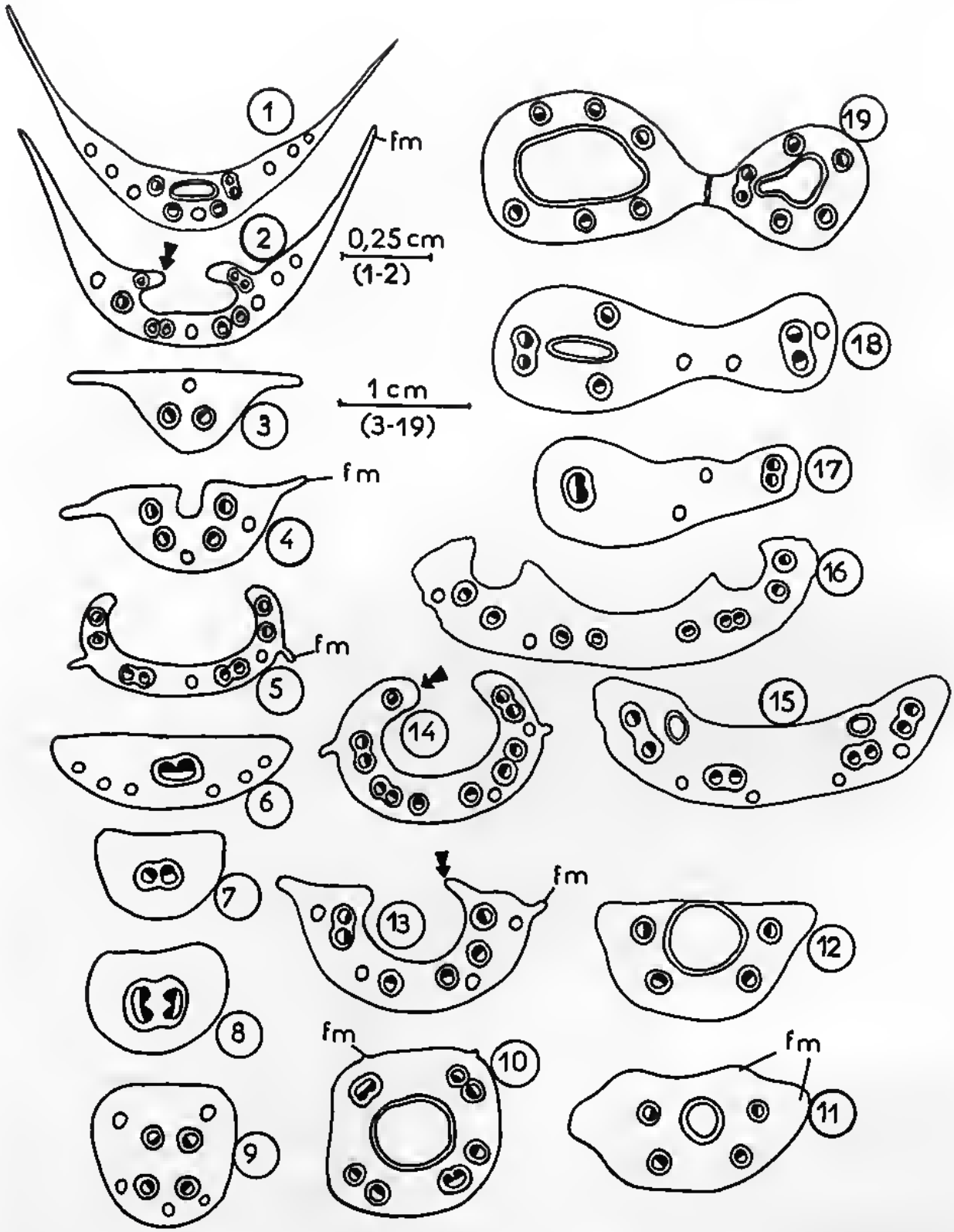


Fig. X. — *Ginkgo biloba.* — Coupes transversales dans divers phyllomes. *1-2.* Primefeuille à fausses marges encore très développées et portant une ébauche de limbe pelté par laquelle passe la coupe. *1.* Les marges vraies sont apparentes un peu au-dessus (*2*, flèche).

3-5. Feuille inférieure d'un rameau, à fausses marges encore nettes et se prolongeant au dos de la base du limbe (*5*) qui est subpelté (*3*).

6-10. Coupes dans une feuille à peltation manifeste. Les deux faisceaux du pétiole deviennent opposés l'un à l'autre (*7-8*) puis se divisent (*9*). Les fausses marges sont légèrement marquées sur le pétiole et la base du limbe (*10*).

11-14. Coupes dans une feuille légèrement peltée à fausses marges pétiolaires se prolongeant à la base du limbe. Marge vraie de la feuille indiquée par les flèches.

15-16. Coupes dans la région supérieure du pétiole d'une feuille diplophylle. La diplophyllie ne se manifeste pas dans l'anatomie.

17-19. Coupe dans la région supérieure du pétiole (*17*) et la base du limbe (*18-19*) d'une feuille à limbe divisé en deux moitiés peltées. Les cercles blancs indiquent les poches secrétrices, le double trait, la paroi de la cavité d'une feuille ou d'une

Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Fraxinus, *Aesculus*, etc. Bien qu'une telle interprétation ne soit plus acceptée actuellement (Troll, 1937, p. 83-88 ; 1939, p. 1317-1344 et surtout 1339-1340 ; Foster, 1928, 1929), elle est probablement valable. La distinction entre base et pétiole n'est en fait pas nette dans ces plantes. Ainsi chez *Aesculus hippocastanum* L. (Foster, 1929), le pétiole se forme par allongement de *toute la région* sous-jacente aux folioles. De même chez *Rhus cotinus* L., aucune base n'est visible au cours du développement de la feuille (Troll, 1939, p. 1190-1191). Les primefeuilles montrent bien que l'écaille correspond au pétiole de la feuille ; il n'y a pas lieu de parler d'une base allongée en forme de pétiole (Troll, 1937, p. 88), ou bien le pétiole de la feuille végétative a alors la même valeur de base allongée. Nous avons confirmé l'existence de ces cataphylles pétiolaires chez *Acer platanoides* L. (Guédès, 1969 f), *Fraxinus excelsior* et *Juglans regia* (Dupuy et Guédès, 1972).

Dans les *Fraxinus*, *Aesculus*, *Rhus*, *Acer*, *Juglans*, etc., les primefeuilles montrent que les deux folioles inférieures sont en continuité avec le pétiole dilaté en écaille. Il s'agit (Schiller, 1903) de « pseudo-stipules » (nous dirions, voir ci-dessus, de « protostipules »), qui deviennent effectivement une paire de folioles lorsque le pétiole prend sa forme adulte. A notre avis, dans ces plantes, le pétiole correspond à la région qui dans d'autres plantes forme la base foliaire (*Unterblatt*, ici indifférenciée) ; les protostipules donnent alors les stipules vraies, et le pétiole d'une feuille ainsi constituée correspondrait à l'espace compris entre la première et la seconde paire de folioles d'une feuille de Frêne ou de Noyer.

Mais dans un Frêne ou un Noyer, les écailles gemmaires correspondent bien au pétiole de la feuille végétative. Dans d'autres feuilles, cette partie est condensée sous forme de base, de sorte que le pétiole de Frêne ne correspond pas au pétiole de ces feuilles. L'écaille gemmaire de Frêne correspond au pétiole de Frêne, et à la base des feuilles qui en ont une (cas des Rosacées par exemple). Elle est « pétiolaire » par rapport au pétiole de Frêne, mais ne correspond pas au pétiole des Rosacées par exemple. Ainsi pourrait-on comprendre la question des écailles pétiolaires, car il semble arbitraire de dire avec Troll que la base allongée en pétiole se rétrécisse, tandis que s'allonge le pétiole vrai, dans la série de phyllomes de morphologie intermédiaire entre cataphylle et feuille. C'est vouloir interpréter à tout prix la morphologie d'une feuille sans base distincte à partir de celle d'une feuille à base et à stipules. La même remarque s'applique aux feuilles écailleuses de plantes herbacées telles que *Valeriana*, *Scrophularia*, etc. (Troll, 1939, p. 1321-1322 ; Müller-Hoefs, 1944), qui correspondent aussi aux pétioles des feuilles végétatives de ces plantes. Nous avons d'ailleurs récemment montré chez des *Ribes* que si l'écaille gemmaire correspond à une base, elle prend supérieurement une forme de pétiole dans la feuille adulte, et cette portion de base constitue la région inférieure du pétiole (Guédès, 1972 a).

Ces plantes mettraient en évidence le mode de formation des stipules accepté nous l'avons vu par Weberling et Leenhouts (1965).

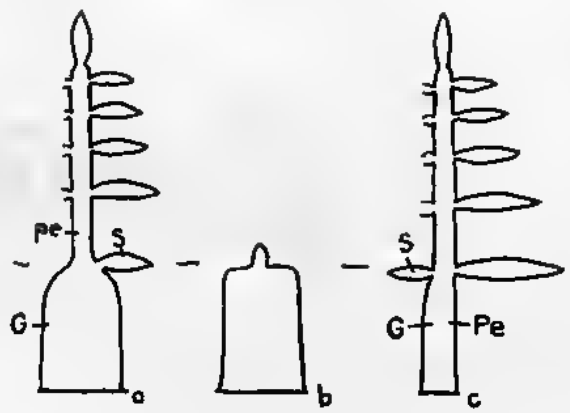


Schéma 2. — **a.** Feuille composée formée d'une base porteuse de stipules (une seule est figurée), et d'un rachis porteur de folioles latérales et d'une foliole terminale. **b.** Cataphylle formée d'une base et d'un rudiment d'*Oberblatt*. **c.** Homologie entre une feuille composée dépourvue de stipule et de base (à droite) et une feuille composée munie d'une base stipulée : le pétiole de la première correspond à la base de la seconde et prend la forme de base dans les cataphylles, la paire inférieure de folioles de la première correspond à la paire de stipules de la seconde.
G base (gaine), *pe* pétiole, *S* stipule.

Source : MNHN, Paris

Troll (1939, p. 1340) admet d'ailleurs que l'écaille de *Ginkgo* correspond à l'allongement de la « base ». Mais cette base n'existe pas au cours du développement, et il désigne sous le nom de base (p. 1341) ce qu'il appelle pétiole en décrivant l'ontogénie de la feuille (p. 1063). Si l'écaille correspond à la base des feuilles qui en ont une, le pétiole de la feuille adulte lui correspond également.

Le schéma 2 résume notre interprétation.

Si l'existence d'écailles pétiolaires est commune, *l'unifacialité d'une telle écaille* ne semble pas connue ailleurs que chez *Ginkgo*. Les plantes à pseudo-stipules déjà citées ont en effet des pétioles bifaciaux, et donc des écailles normalement bifaciales. Le Noyer toutefois montre une écaille pétiolaire subunifaciale (Dupuy et Guédès, 1972).

b. *La feuille d'*Aristolochia clematitis L.

La feuille d'Aristoloche possède un pétiole (fig. XI/12) de section polygonale et muni d'une côte médio-ventrale saillante dans sa région inférieure, continue avec une dépression médio-ventrale dans sa région supérieure. Deux côtes marginales bordent ce pétiole sur toute sa longueur. Le limbe est cordé à la base, à nervation palmée. Les bords du limbe au niveau de l'insertion du pétiole sont épaissis, et les bourrelets ainsi formés confluent en une zone transverse (flèche), ce qui est l'indice d'une unifacialité du pétiole.

La feuille reçoit de la tige trois traces issues de trois lacunes (XI/1). Dans une feuille de petite taille, les latéraux émettent deux faisceaux inversés (2 et 2′, fig. XI/2), ce qui traduit l'unifacialité du pétiole ; le liber de ces faisceaux est encore dirigé vers la surface morphologiquement dorsale du pétiole, topographiquement ventrale à ce niveau. Dans une feuille de grande taille (XI/10-11), les faisceaux 2 et 2′ émettent à leur tour deux faisceaux de taille différente 3 et 3′ inversés également, mais qui ne confluent pas en un ventro-médian. Dans les deux cas, les faisceaux 2 et 2′, ainsi que 3 et 3′ éventuellement diminuent beaucoup d'importance à la base du limbe, mais se divisent cependant, et des faisceaux 3-3′ se forment s'ils n'existaient pas plus bas. Ces faisceaux n'irriguent plus que les bourrelets de la base du limbe déjà signalés (XI/4-5-6). A ce niveau, la face morphologiquement adaxiale de la feuille est déjà apparue, mais le bord apparent de la feuille n'est pas à notre avis la marge vraie, celle-ci est située à l'emplacement indiqué par les flèches en 5-6 ; l'inversion des petits faisceaux 2 et 3 montre que la marge vraie est encore reployée. Nous avons là le même phénomène que celui signalé chez *Ginkgo* (fig. IX/8-9, 16), mais ici le reploiement se manifeste dans l'anatomie. La zone transverse est d'ailleurs très normalement formée par les bords internes des bourrelets. Les petits faisceaux 2-3 et leurs rameaux finissent par disparaître en s'unissant au faisceau 1 (fig. XI/7-9). C'est à partir du faisceau 1 que se réalise la vascularisation de la moitié correspondante du limbe. 1 émet vers la région médiane un faisceau 1 *a*, puis un faisceau 1 *b* (fig. XI/7, 9, 12), puis il semble s'écarter lui-même dans le limbe et émettre un faisceau vers l'extérieur (XI/12) ; du moins le faisceau marqué 1 en IX/12 est plus volumineux que le faisceau qui suit la marge. Il sera utile de confirmer l'identité du faisceau 1 par l'examen ontogénique.

Ainsi, comme chez *Ginkgo*, la région adaxiale du pétiole unifacial ne participe pas à la formation du limbe ; elle est vascularisée, mais ses faisceaux disparaissent au sommet du pétiole. Toutefois si comme nous le pensons, le faisceau 1 est situé dans le limbe comme il est indiqué par la figure XI/12, on peut admettre que les régions du limbe situées inférieurement à lui et irriguées par ses rameaux correspondent à la « récupération » de régions remplaçant les régions distales à lui qui formaient la moitié de la zone adaxiale du pétiole unifacial. Il en est de même pour le faisceau 1′ de l'autre côté.

Nous traitons immédiatement, par comparaison avec celle de la feuille, la morphologie du périanthe d'Aristoloche, dont nous reparlerons à propos des phyllomes floraux.

Cet appendice est formé d'une région inférieure globuleuse, d'un tube moyen et d'une lèvre unique supérieure terminale. La région inférieure terminale est au contraire échancrée sur la ligne médiane. Ce périanthe reçoit six faisceaux de l'axe floral, l'un d'eux se divise en deux vers le milieu de l'utricule basal (Eichler, 1878, p. 529, indique cependant qu'il se divise en dessous de l'échancrure terminale, mais nous n'avons pas trouvé cette disposition). Le faisceau le plus volumineux se rend à l'extrémité de la lèvre unique, les deux faisceaux voisins (1, 1′-2, 2′) se poursuivant tout droit également et confluent avec lui d'une façon variable (fig. XI/13). Les faisceaux 3 et 3′ au contraire ne dépassent guère l'extré-

Source : MNHN, Paris

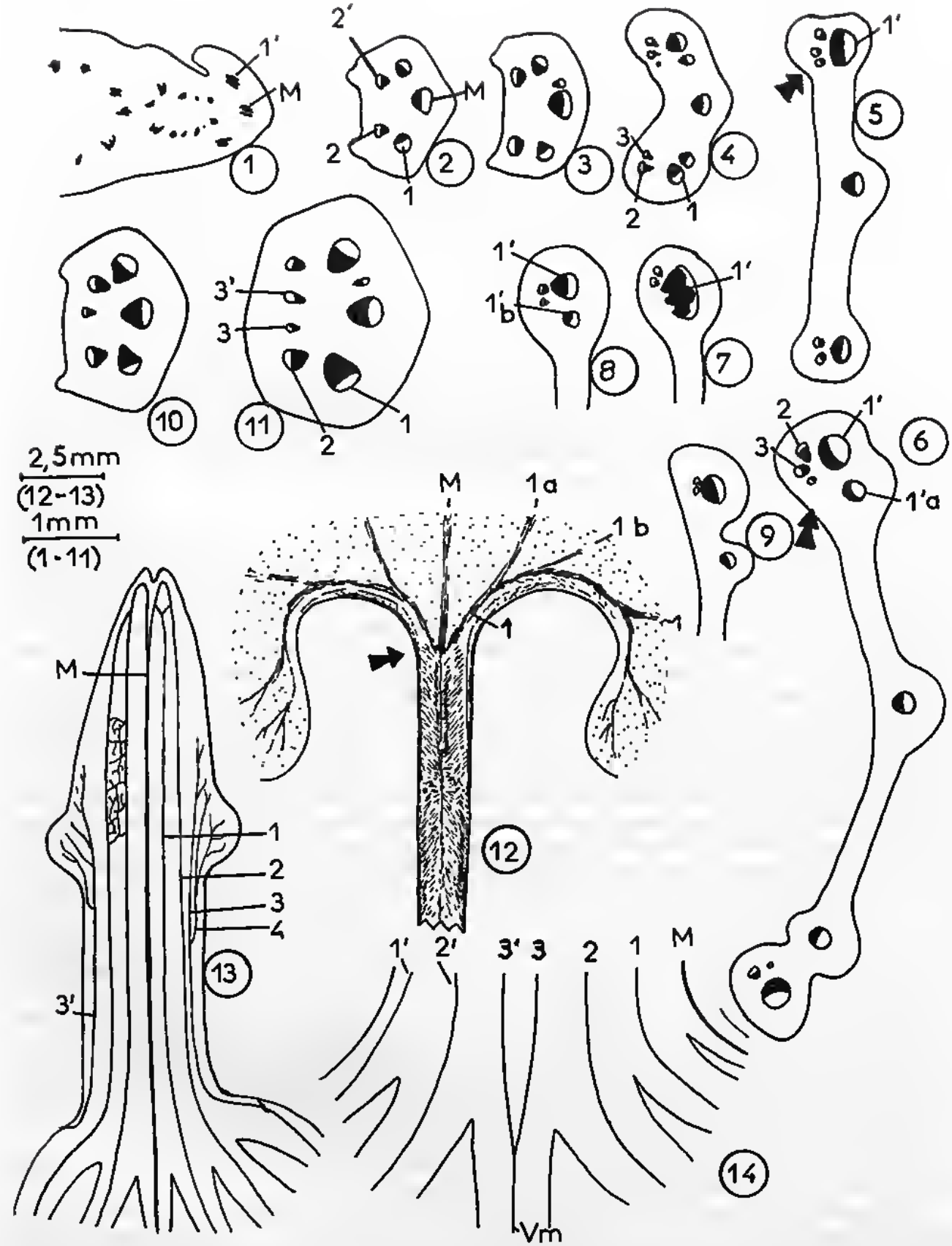


FIG. XI. — *Aristolochia clematitis*. — *1-9*. Coupes transversales dans le pétiole et la base du limbe d'une feuille. Pétiole unifacial, muni de fausses margea, possédant des faisceaux *2* et *2'*, mais pas de ventro-médian. Des faisceaux *3-3'* se forment à la base du limbe. Les faisceaux *2-3* ou *2'-3'* restent inversés en face des faisceaux *1* ou *1'* dans la base du limbe (*5-9*), dont la marge vraie est décalée du côté adaxial (*6*, flèche).

10-11. Coupes transversales dans une feuille de grande taille à vascularisation plus développée : présence de faisceaux *3* et *3'* sur toute la hauteur du pétiole. Pas de formation de ventro-médian.

12. Région de passage du pétiole au limbe d'une feuille. Pétiole bombé en bas, déprimé en haut. La flèche indique le niveau de la zone transverse, non nettement marquée.

13. Vascularisation du périanthe, étalé. Utricule inférieur « débridé » autour de chaque faisceau.

14. Détail de la vascularisation de la base du périanthe. Formation d'un ventro-médian secondaire par les faisceaux *3* et *3'* à la base de l'intervalle. N. B. Lire *Vm'* au lieu de *Vm* en *14*, et *3'*, *3'* au lieu de *3*, *3* en *6*.

Tous droits réservés © Museum National d'Histoire Naturelle, Paris

mité du tube, mais émettent un peu en dessous de celle-ci un faisceau qui peut se ramifier à son tour. Ces petits faisceaux irriguent le côté adaxial de la base de la partie libre du périanthe.

L'organisation est donc très semblable à celle d'une feuille unique, mais le périanthe est embrassant à sa base. Le faisceau unique formé par les faisceaux 3 et 3′ ressemble à un ventro-médian, mais en est différent puisqu'il est inséré en un point de la tige (axe floral) opposé à celui où s'insère le médian. Nous retrouverons un tel faisceau dans des feuilles végétatives, et nous l'appellerons le faisceau *ventro-médian secondaire.*

Par comparaison avec la feuille végétative, on voit que la croissance en largeur de la région supérieure est faible, surtout vers le sommet, de plus les faisceaux 2 et 2′ se poursuivent jusqu'en haut. Si on admet que la limite supérieure du tube correspond à la région supérieure du pétiole de la feuille, la lèvre étant le limbe et l'échancrure inférieure marquant l'union des oreillettes de celui-ci, on voit que les faisceaux 2 et 2′ atteignent la région terminale du limbe. Les faisceaux 3 et 3′ s'épuisent vite au contraire ; ils émettent de petits rameaux comme dans les bourrelets de la base du limbe.

Dans l'ensemble, il n'y a donc que des différences de degré entre la structure du périanthe et celle d'une feuille. Il est regrettable que les intermédiaires tératologiques entre périanthe et feuille signalés par Lorch (1959) n'aient pas été étudiés anatomiquement.

c. *Les feuilles de* Dioscorea bulbifera L. *et* Tamus communis L.

Nous avons étudié (Guénès, 1967 c) ces deux feuilles parce que d'une part Quéva (1894) avait décrit chez elles et beaucoup d'autres Dioscoréacées des pétioles munis d'un « arc antérieur » de faisceaux inversés, ce qui laisse penser que le pétiole est unifacial, et d'autre part Troll (1939, p. 1006-1011) et Troll et Meyer (1955) indiquent chez *Dioscorea macroura* Harms que le pétiole est bifacial et s'épaissit par l'activité d'un méristème ventral où ne se différencient pas de faisceaux.

Les marges apparentes du pétiole de *Dioscorea bulbifera* ne sont pas en continuité avec les bords du limbe (fig. XII/1) mais se poursuivent au contraire sur le dos du limbe, au niveau du faisceau 3 et 3′ sur une grande longueur (fig. XII/15-16 en coupe transversale). Il en est de même chez *Tamus communis* (XIf/6-7), mais les fausses marges ne sont pas au niveau d'un faisceau du limbe, et elles s'évanouissent rapidement sur la face dorsale de celui-ci, de la même façon que chez l'Aracée *Schismatoglottis pulchra* (Troll, 1939, p. 1210-1211).

Chez *Tamus*, les marges du limbe convergent sur la face adaxiale du pétiole en une zone transverse (XII/7-9) indice de l'unifacialité du pétiole. Chez *Dioscorea bulbifera*, les marges du limbe s'avancent nettement sur la face pétiolaire adaxiale, mais ne confluent pas en une zone transverse (fig. XII/1).

Dans les deux cas, l'anatomie est en accord avec l'interprétation « unifaciale » du pétiole. Chez *Dioscorea bulbifera*, on trouve trois faisceaux de part et d'autre du médian, qui après s'être anastomosés passent dans le limbe. A la base du pétiole, il se forme un arc antérieur de quatre petits faisceaux qui ne se prolongent pas dans le limbe (fig. XIf/2-5) mais se réduisent et s'anastomosent aux faisceaux principaux. De même chez le *Tamus*, deux faisceaux principaux de part et d'autre du médian passent dans le limbe, et un arc antérieur de petits faisceaux disparaît de la même façon en haut du pétiole. Nous avons remarqué que chez *Dioscorea*, les faisceaux 1 et 1′ ont une bande de sclérenchyme séparée du bois par une ligne à peu près rectiligne (fig. XII/13), tandis que dans les faisceaux 3-3′ (fig. XfI/14), cette limite est recourbée en V, et leur bois s'avance entre les deux plages libériennes. Il semble que cette limite suive la courbure de la surface du pétiole, indépendamment des fausses marges au niveau desquelles se trouvent les faisceaux 3-3′ (fig. XII/4).

Nous avons discuté (Guénès, 1967 c) ces observations par comparaison avec celles de Quéva (1894) et de Burkill (1949, 1958-1959) dont les résultats des observations, portant sur les mêmes espèces, sont un peu différents.

Dans ces deux cas, le pétiole est unifacial. Comme Quéva a signalé un arc antérieur de faisceaux inversés dans dix-sept espèces de Dioscoréacées, cette morphologie est probablement fort répandue dans cette famille. Quéva n'a toutefois pas étudié le *Dioscorea macroura*, considéré par Troll. Il semble probable cependant que même si le pétiole de cette espèce n'a pas de faisceaux adaxiaux à l'état adulte, son méristème « ventral » soit en fait un méristème « d'arrondissement », et que ce pétiole

Source : MNHN, Paris

soit unifacial. Il faudra évidemment étudier la morphologie externe et l'anatomie de la feuille adulte de cette plante, ce que nous n'avons pu faire pour l'instant.

d. *Les feuilles à portion supérieure unifaciale et à gaine fermée de deux* Allium

Nous avons examiné (Guédès, 1967 b) la morphologie de la feuille d'*Allium vineale* L. et d'*A. oleraceum* L. La gaine fermée de ces plantes possède un faisceau ventro-médian secondaire, opposé au faisceau médian, mais situé de l'autre côté de la tige. Ce ventro-médian secondaire correspond à l'union des deux faisceaux les plus distaux de la gaine (fig. XXI/12-14), il se divise en ses deux constituants sous l'ouverture de celle-ci.

L'existence de ce faisceau est peu connue, toutefois Philipson (1935) le signale chez *Melica altissima* L., Graminée à gaine fermée, où il constitue, dit-il, un faisceau commun aux deux séries de faisceaux situées à gauche et à droite du médian.

Chez *Allium vineale*, les deux faisceaux constituant le ventro-médian secondaire passent au niveau des deux crêtes longitudinales qui limitent la surface adaxiale du limbe (il s'agit en fait de toute la portion supérieure non différenciée en limbe et pétiole). Celui-ci est unifacial et possède des faisceaux adaxiaux inversés (fig. XXI/12, 17-19). Ces derniers sont des rameaux (*a*, *b*, *c*, *a'*, *b'*, *c'*) des faisceaux 5 et 5' constituant le ventro-médian secondaire. Ces rameaux forment eux-mêmes un ventro-médian vrai (XXI/18) par union des faisceaux *c* et *c'*. On voit donc que le ventro-médian du limbe ne correspond pas au ventro-médian secondaire de la gaine. De plus, la région adaxiale du limbe unifacial est irriguée par de petits faisceaux qui s'ajoutent à ceux irriguant la gaine. La région unifaciale est ici la moitié supérieure de la feuille, mais comme chez *Ginkgo*, l'Aristoloche et les deux Dioscoréacées, elle comporte une région surajoutée à celle qui forme la partie bifaciale. Ici cette région doit apparaître au passage de la gaine au limbe.

Chez *Allium oleraceum*, les phénomènes sont comparables, mais les faisceaux 3 et 3' formant le ventro-médian secondaire passent du côté adaxial du limbe, sans toutefois se rejoindre (fig. XXI/13). Un ventro-médian se forme encore à la base du limbe à partir de rameaux de ces faisceaux 3-3' (fig. XXI/15-16). Nous avons pensé (Guédès, 1967 b) qu'il existe probablement des feuilles où le ventro-médian est constitué par la refusion des éléments du ventro-médian secondaire, de sorte que la région surajoutée pour former le limbe unifacial, déjà plus restreinte ici, devienne nulle. Mais nous ne connaissons pas d'exemple de cette disposition.

Chez *Allium vineale*, la région de la gaine située entre les faisceaux 5 et 5', après leur séparation est membraneuse et non vascularisée ; les marges de l'ouverture de la gaine sont aussi membraneuses et se continuent du côté adaxial du limbe par une « ligule » membraneuse en V renversé (fig. XXI/12, 17). Cette « ligule » est une *stipule médiane*, elle marque la limite entre la surface morphologiquement ventrale de l'intérieur de la gaine et la surface dorsale de la face adaxiale du limbe unifacial. A

Fig. XII. — *1-5. Dioscorea bulbifera.* — *1.* Région de passage du pétiole au limbe de la feuille. Les marges du limbe (flèches) se rapprochent l'une de l'autre du côté adaxial, sans former de zone transverse. Pétiole limité par deux côtes se prolongeant au dos du limbe.

2-5. Coupes transversales. *2.* Niveau d'insertion de la feuille sur la tige.

3. Coupe du pétiole.

4-5. Base du limbe. Les faisceaux de l'arc antérieur diminuent d'importance et disparaissent. Ils ne prennent pas part à la vascularisation du limbe.

6-12. Tamus communis. — *6-7.* Passage du pétiole au limbe. Marges confluant en une zone transverse très nette. Le pétiole a de fausses marges qui se prolongent au dos du limbe.

8-12. Coupes transversales. *8.* Insertion de la feuille sur la tige.

9-11. Coupes du pétiole, muni d'un arc antérieur de faisceaux inversés.

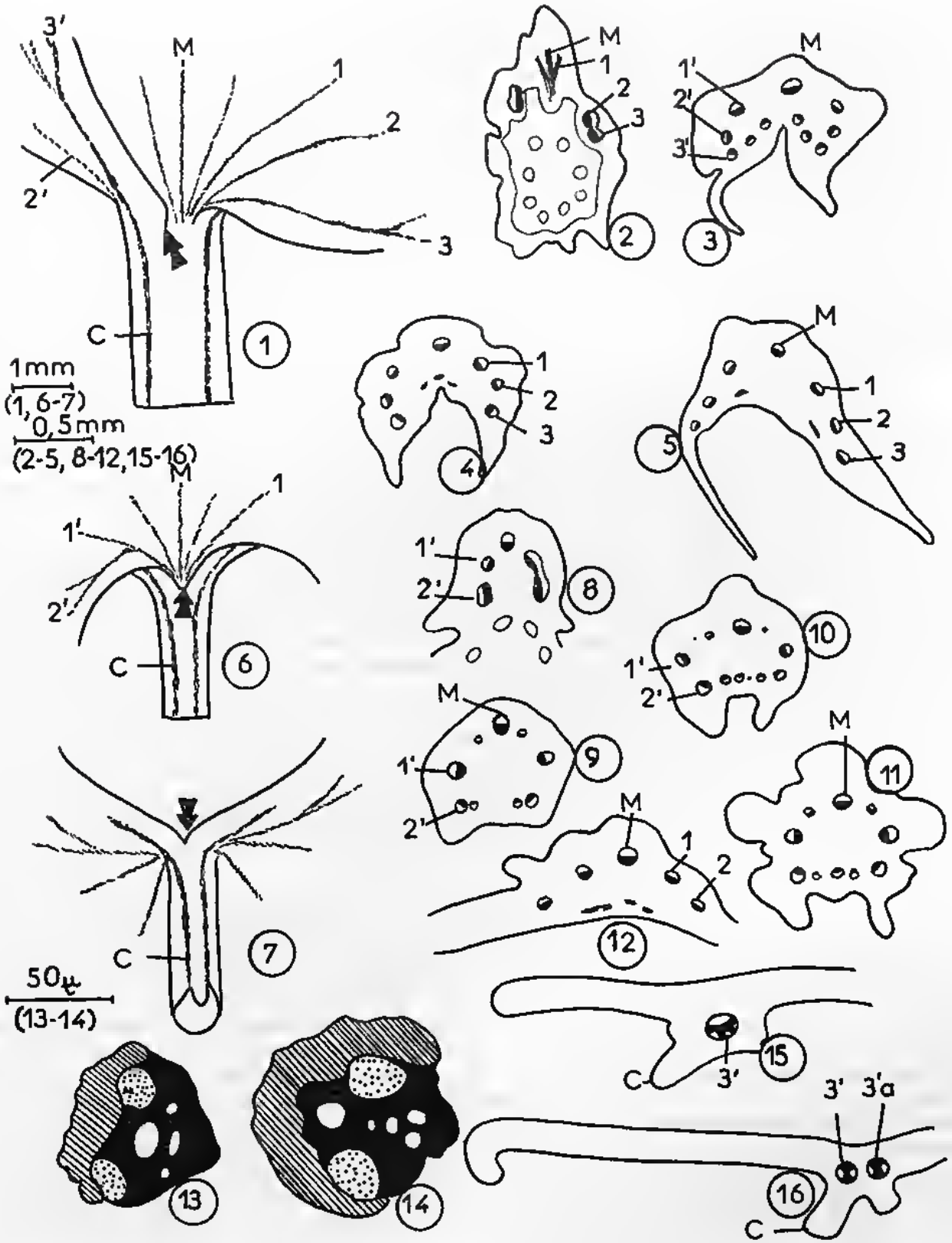
12. Base du limbe. Disparition des faisceaux de l'arc antérieur non utilisés pour la vascularisation du limbe.

13-16. Dioscorea bulbifera. — *13.* Schéma d'un faisceau *2* ou *2'*. La limite entre le bois et le sclérenchyme est presque rectiligne.

14. Schéma d'un faisceau *3* ou *3'*. Limite entre bois et sclérenchyme en V (voir texte), comme si elle suivait l'inclinaison de la surface morphologiquement abaxiale.

15-16. Division du faisceau *3*, émettant un faisceau *3' a* vers l'intérieur du limbe, et conservant la crête (fausse marge) qui prolonge celle du pétiole.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

son niveau, la marge de la feuille produit une membrane comme elle le fait à celui de l'ouverture de la gaine.

Nous avons discuté (*loc. cit.*) les interprétations données des stipules médianes. On sait maintenant (Schrödinger, 1914 ; Troll, 1935, 1939, p. 1260-1266) et qu'elles ne peuvent exister que lorsque la région sous-jacente est unifaciale, ce qui permet la formation d'une zone transversale où la marge du phyllome est apparente et peut proliférer. Il n'est pas possible d'admettre que les stipules puissent se rejoindre au niveau de la région ventro-médiane de la feuille (Velenovský, 1907 ; Glück, 1909, 1919 ; Domin, 1911 ; Arber, 1925 ; Emberger, 1960), car celles-ci sont portées par les marges de la feuille et ne *peuvent se rejoindre que si les marges se rapprochent en zone transverse*, ce qui entraîne l'unifacialité de la région sus-jacente. Si ce rapprochement n'a pas lieu, les stipules ne peuvent être unies que par l'intermédiaire d'une production spéciale de la face adaxiale du phyllome, comme nous le verrons à propos des stipules ligulaires.

Chez *Allium oleraceum* (fig. XXI/13), la stipule médiane n'est pas complète, mais ouverte en haut. Il semble donc que les marges, rapprochées en zone transverse comme le montre l'anatomie du limbe, ne prolifèrent pas dans leur région centrale (en pointillés sur la figure).

e. *La formation de la stipule médiane des Joncacées*

Parmi les Joncacées, une stipule médiane parfaite se trouve chez les *Oxychloe*, dont nous avons étudié (Guédès, 1967 b) les espèces *andina* Phil. et *castellanosii* Barros. Là aussi (fig. XXII/4, 16-20), l'existence de la stipule médiane est liée à l'unifacialité du limbe, et cette unifacialité s'accompagne de l'acquisition d'un arc de faisceaux inversés, qui naissent *de novo*, et ne sont pas issus, comme ceux de l'arc postérieur du prolongement des faisceaux de la gaine ouverte. Dans la région supérieure du limbe toutefois (XXII/18-19), les faisceaux de l'arc antérieur disparaissent, et l'extrémité, quoique encore unifaciale, est irriguée par les seuls faisceaux de l'arc postérieur, qui forment maintenant un cercle, sans toutefois que les faisceaux distaux 2 et 2′ s'unissent en ventro-médian (fig. XXII/20). Les faisceaux de l'arc adaxial forment dans la moitié inférieure du limbe un faisceau ventro-médian par rapprochement des faisceaux les plus distaux puis disparition de l'un d'eux (voir Guédès, 1967 b), processus décrit ensuite chez une Ombellifère à feuilles joncifomes (Kaplan, 1970).

Il est à noter que de chaque côté des faisceaux les plus distaux de la gaine à passer dans le limbe en existent deux ou trois autres qui se terminent de façon aveugle dans la partie supérieure de la gaine, dont deux régions distales semblent donc « perdues » au passage du limbe. La formation de la région adaxiale de celui-ci, munie de ses faisceaux néoformés, pourrait donc ne correspondre qu'à la « récupération » de ces deux régions distales de la gaine. Cutler (1969) a confirmé nos observations sur *Oxychloe* et donné des figures concernant une organisation très comparable chez *Anarthria* (voir aussi Guédès, 1970 b).

Chez *Juncus lampocarpus* Ehrh (1) (fig. XXII/2-3, 13-15), le limbe est encore unifacial, mais la stipule médiane n'est pas parfaite, car les deux éléments stipulaires qui la constituent sont seulement juxtaposés, parce que la marge n'a pas proliféré sur la région exactement médiane de la zone transverse. Les faisceaux du limbe sont disposés en un cercle, avec un ventro-médian qui provient du rapprochement de deux faisceaux issus de la gaine. Il ne s'ajoute donc pas ici de faisceaux ventraux à la base de la partie unifaciale ; au contraire, deux ou trois faisceaux distaux de la gaine ne passent pas dans le limbe, mais s'anastomosent les uns aux autres et aux faisceaux 4 et 4′.

Chez *Juncus squarrosus* L., il ne se forme pas de stipule médiane, les deux régions latérales membraneuses de la gaine (fig. XXII/1) se rapprochent du côté adaxial du limbe mais n'arrivent pas en contact. Il nous a semblé (*loc. cit.*) qu'il y a là une tendance à l'unifacialité qui se manifeste par une hypertrophie de la face morphologiquement dorsale par rapport à la face ventrale. Malgré l'existence de marges apparentes très nettes (fig. XXII/7-9, *f. m.*), les faisceaux distaux n'ont pas leurs axes longitudinaux comme ils devraient l'être si ces marges étaient vraies ; ces axes longitudinaux sont en effet disposés presque parallèlement à la surface interne du limbe (XXII/7-9). Les marges semblent donc

(1) L'épithète *lampocarpus* est la graphie originale et doit donc être préférée à celle souvent employée de *lamprocarpus*. Le nom valide de la plante est en fait *J. acutiflorus* L.

Source : MNHN, Paris

être de fausses marges, et la surface morphologiquement dorsale doit déborder du côté de la surface topographiquement ventrale. Le chlorenchyme (fig. XXII/8-9) est situé sur la face dorsale du limbe, mais déborde sur la face ventrale, et sa limite interne sur cette face correspond précisément au point le plus interne des écailles stipulaires. Cette limite paraît être la vraie marge foliaire. Vers le haut, les deux bords du chlorenchyme confluent (XXII/10-12), et l'extrémité de la feuille est unifaciale, quoique les faisceaux ne forment pas un cercle complet.

Dans une telle feuille, il manque en somme le tissu qui chez *Oxychloe* permettait la réalisation de l'unifacialité de la moitié inférieure du limbe. Ici, la face morphologiquement ventrale reste apparente sur une partie de la surface adaxiale ; elle domine un tissu non chlorophyllien, comme dans les feuilles de *Kleinia radicans* Haw. (Troll, 1939, p. 1159-1160).

Les phyllomes tératologiques (1) formés par des *Juncus lampocarpus* « prolifères », par suite de parasitisme par le *Livia juncorum* Latr. (Buchenau, 1871) nous ont montré des intermédiaires entre des limbes totalement unifaciaux et totalement bifaciaux. Dans ces cas, la surface ventrale apparente du limbe recouvre également un tissu non chlorophyllien, aux limites duquel s'arrêtent les écailles stipulaires, qui s'avancent donc l'une vers l'autre de la même façon que chez *J. squarrosus* (voir Guédès, 1967 b). Les premières feuilles formées par les plantules de *Juncus* montrent aussi des intermédiaires entre le limbe bifacial et le limbe unifacial adulte (Adamson, 1925).

Enfin, on sait que les *Juncus bufonius* L., *tenuis* Willd., etc. ont des feuilles à limbe bifacial et à oreillettes stipulaires libres à la partie supérieure de la gaine, et nullement « déplacées » vers la face ventrale, du fait de la bifacialité du limbe. Ces oreillettes dépassent d'ailleurs 1 cm de haut chez *J. tenuis*.

f. *La stipule ligulaire des Graminées et des Cypéracées*

Chez les Graminées et les Cypéracées, le limbe de la feuille est bifacial. Il existe bien des faisceaux inversés dans la feuille de *Cladium mariscus* (L.) R. Br. (Guichard, 1928 a et b ; Fisher, 1971), mais ils se rencontrent à la fois dans la gaine et le limbe, et ne sont donc pas un signe d'unifacialité. Les autres espèces ont une seule rangée de faisceaux à orientation normale, et la morphologie externe n'indique pas d'unifacialité du limbe. Pourtant il existe une ligule à la limite du limbe et de la gaine.

Mohl (1845) avait étudié dans des épillets prolifères de *Poa alpina* L. la transformation de la glumelle inférieure des fleurs en feuille végétative. Cette virescence lui avait permis de montrer que la glumelle inférieure appartient à l'axe de l'épillet et non à celui de la fleur, point alors discuté. Il avait aussi observé que la ligule apparaît sur la glumelle virescente par formation d'une écaille sur la surface ventrale du phyllome d'une part, et d'autre part par le développement de deux appendices marginaux qui forment les régions supérieures des marges de la gaine. La glumelle en effet possède des marges membraneuses sur toute sa hauteur, mais lorsqu'elle se foliarise, ces marges n'existent plus que dans sa région inférieure, qui va devenir la gaine, et se terminent par deux oreillettes, dont la fusion avec l'écaille ventrale forme la ligule.

Philipson (1934) a étudié des cas de foliarisation de glumelles chez *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. et *Dactylis glomerata* L., et confirmé les observations de Mohl. Chez *Deschampsia*, les régions latérales de la gaine qui forment les régions latérales de la ligule, sont munies de faisceaux qui s'y terminent de façon aveugle. Chez *Dactylis*, la ligule est formée de l'écaille ventrale seulement ; elle n'incorpore pas de régions marginales. On peut considérer comme « stipulaires » les oreillettes latérales. On comprend parfaitement alors que malgré la bifacialité du limbe, il puisse se former une ligule continue, *parce que les « stipules » sont reliées l'une à l'autre par l'intermédiaire de l'écaille ventrale* (2).

De tels appendices « stipulaires » de la gaine d'une feuille de Monocotylédone doivent être très rares hors des feuilles ligulées. Toutefois Micheels (1900) signale que la feuille de *Carludovica plicata*

(1) Il s'agit de bractées inflorescentielles plus ou moins foliarisées, ou de feuilles des rameaux axillaires qui prennent un grand développement dans les plantes attaquées, quoique les entre-nœuds correspondants ne s'allongent pas.

(2) La littérature concernant la « viviparie » des Graminées est assez abondante, mais Mohl et Philipson semblent être les seuls morphologistes à avoir étudié grâce à ces cas la question qui nous occupe. Les travaux concernant ces proliférations d'épillets à d'autres points de vue sont cités par Arber (1934), Philipson (1934), Clayton (1965) et Nygren (1967).

Source : MNHN, Paris

KLOTZSCH (Cyclanthacées) est auriculée. Les auricules du sommet de la gaine sont irriguées par des faisceaux qui s'y terminent de façon aveugle et sont insérés directement sur la tige. A part cela, note l'auteur, ces auricules sont comparables à des stipules. Elles semblent tout à fait comparables aux régions latérales, supposées libres, de la gaine de *Deschampsia caespitosa*. Les oreillettes libres des feuilles de *Juncus tenuis* ou *bufonius* sont évidemment du même type.

TROLL (1939, p. 1266-1270) a nommé *stipule ligulaire* une telle formation complexe. L'écaille ventrale est pour lui la *ligule vraie*. Nous adopterons ces termes.

Nous avons vérifié le bien-fondé de cette interprétation dans le cas du *Poa bulbosa* f. *vivipara* (GUÉDÈS, 1965 b, ici fig. XXXV/8-16). Dans ce cas aussi, les régions latérales de la gaine ne sont pas vascularisées. La ligule vraie peut se former entre deux nervures contiguës seulement (fig. XXXV/10) ou être développée plus largement et unie aux marges d'un côté puis des deux côtés.

Lorsque la ligule vraie n'est pas unie aux marges, celles-ci se prolongent jusqu'en haut de la glumelle. Il est fréquent que la ligule vraie apparaisse sous forme de plusieurs écailles (XXXV/11, 12, 13) dont une ou deux sont unies aux marges de la gaine. Ces diverses écailles sont en général un peu décalées en hauteur par suite de la croissance intercalaire irrégulière de la gaine.

La conception de MOHL-PHILIPSON est entièrement confirmée par ces observations.

La ligule de Riz (*Oryza sativa* L.) fournit un exemple où les régions latérales stipulaires reçoivent des faisceaux, comme chez *Deschampsia caespitosa* (COLOMB, 1887 ; SAHA, 1954). Pourtant ce fait a été contesté par TRAN THI TUYET HOA et CUSSET (1966) qui semblent avoir étudié des feuilles trop jeunes pour que leur vascularisation soit complétement mise en place. Nous avons quant à nous retrouvé ces faisceaux dans la feuille adulte (GUÉDÈS, 1968 f ; ici fig. XVI/12-14). Il existe de plus un talon dorsal, comparable à certaines formations des feuilles de Bambous (GUÉDÈS, 1972 b). Nous pensons qu'il s'agit d'une prolifération de la marge de la feuille dans la région tout à fait inférieure du limbe. Ces problèmes ont donné lieu à une discussion instructive entre Mlle TRAN THI TUYET HOA et CUSSET d'une part et nous-même d'autre part (références dans CUSSET et TRAN (1969) et GUÉDÈS, 1969 g).

Chez les Cypéracées, nous ne connaissons pas d'étude tératologique, et nous n'avons pu étudier de cas de ce genre. Mais nous avons interprété les ligules de ces plantes comme des stipules ligulaires (GUÉDÈS, 1967 h). En effet, l'ontogénie a montré à GUICHARD (1929) qu'il existe chez *Carex glauca* MURR. ce que nous appellerons une ligule vraie, qui se forme elle-même par convergence de deux proliférations nées d'abord au niveau des faisceaux latéraux ; cette ligule vraie est d'abord indépendante, au cours de l'ontogénie de chaque feuille, de la marge supérieure de la gaine, ici fermée, puis l'ayant atteinte, devient coneresceente avec elle. La dualité de la ligule vraie explique qu'elle soit souvent bifide, comme l'ont signalé CUSSET et TRAN (1965).

Chez *Carex riparia* CURT., la ligule vraie disparaît au niveau des bractées (fig. XXIIf/1-4) (1), tandis que les régions stipulaires latérales sont encore très nettes (XXIII/2-4), ce qui semble appuyer l'interprétation en termes de stipule ligulaire. Il en est de même chez *Schoenus nigricans* L. (fig. XXII/5, 21-25) qui possède une gaine ouverte. Le limbe est hypotrophe, la ligule vraie disparaît au niveau des bractées, les régions stipulaires subsistent. Dans les deux plantes (fig. XXII/21, XXfff/2), les bractées inférieures montrent des appendices stipulaires un peu convergents sur la face ventrale. La marge vraie de la feuille doit alors se trouver légérement décalée sur la face ventrale, comme chez *Juncus squarrosus* (GUÉDÈS, 1967 b).

Chez les Graminées et les Cypéracées, la ligule vraie est une production épidermique, dans sa partie distale au moins (2) ; c'est une membrane mince, mais qui peut être vascularisée (ESAU, 1965 et travaux cités là pour les Graminées ; GUICHARD, 1929 ; THIELKE, 1956-1957 pour les Cypéracées). Si la prolifération affectait les couches cellulaires plus profondes, on conçoit qu'on pourrait obtenir

(1) Parmi ces bractées, on note que les premières, axillantes des épis femelles inférieurs ont un limbe bien développé et une gaine réduite, puis le limbe se réduit et la gaine prend de l'importance, pour finalement constituer presque tout le phyllome des bractées axillantes des fleurs mâles ou femelles (voir des mensurations de la gaine et du limbe dans les bractées successives dans GUÉDÈS (1967 b)).

(2) L'histogénie de la ligule des Graminées est l'objet d'intéressantes observations de TRAN THI TUYET HOA (références dans GUÉDÈS, 1969 g, où nous faisons remarquer après beaucoup d'autres le danger d'utiliser des arguments purement histogéniques pour des interprétations morphologiques).

Source : MNHN, Paris

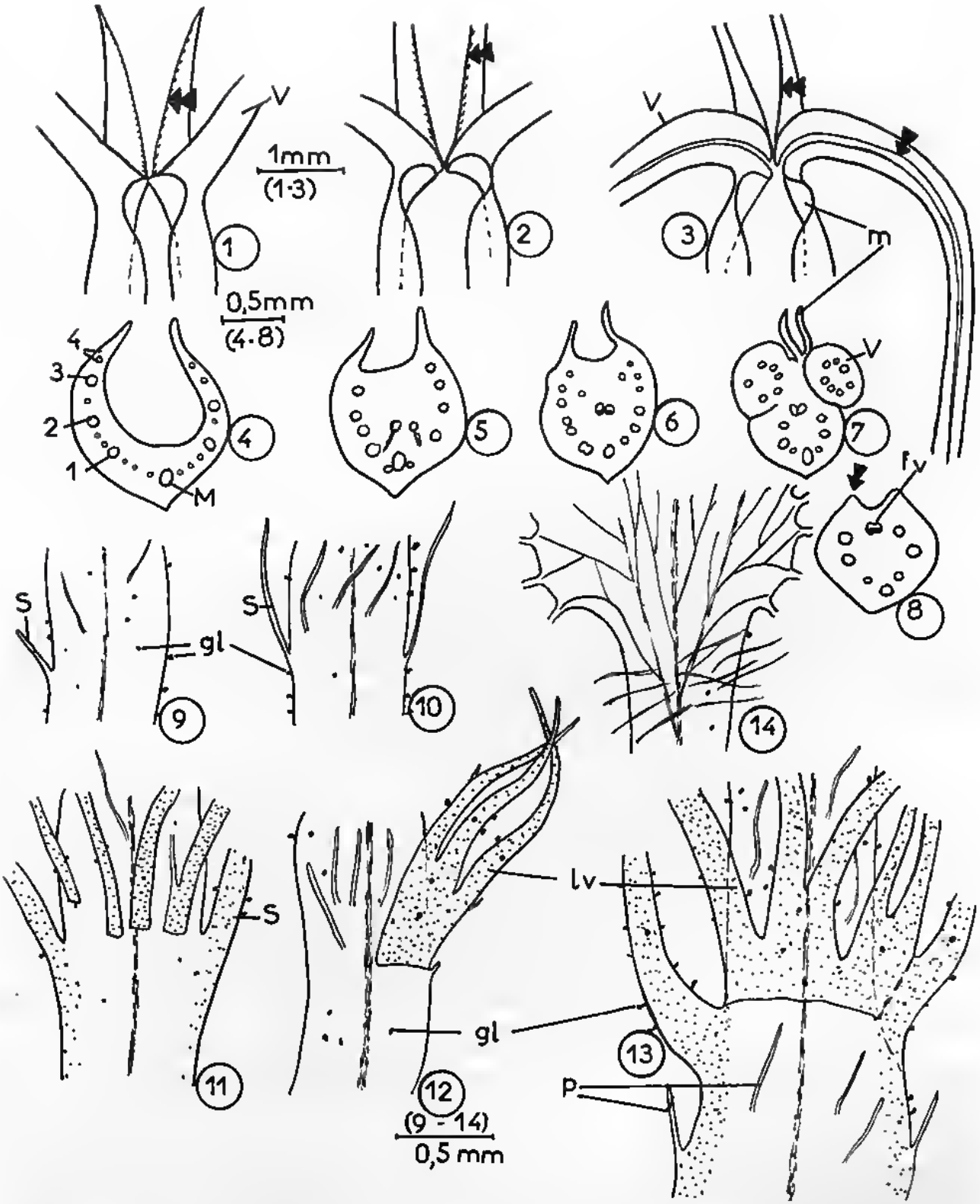


Fig. XIII. — *1-8. Smilax officinalis.* — *1.* Région de l'insertion des vrilles. Cas général : bords de la gaine contigus médio-ventralement. Marge vraie indiquée par une flèche.

2. Bords de la gaine non contigus au niveau de la base des vrilles.

3. Chaque vrille possède une étroite face ventrale apparente.

4-8. Coupes transversales dans la base (*4*), la région d'émission des vrilles (*5-7*) et le pétiole (*8*). Faux ventro-médian formé par des faisceaux intermédiaires de l'arc vasculaire de la base.

9-14. Drosera rotundifolia. — *9-12.* Formes de la stipule ligulaire de feuilles situées entre deux rosettes. Apparition d'éléments stipulaires marginaux et d'éléments ligulaires vrais ventraux. Ces deux types de productions sont reliés l'un et l'autre par des intermédiaires aux poils marginaux et ventraux. En *12*, éléments ligulaires seuls formés, du côté droit seulement.

13. Stipule ligulaire. Élément stipulaire droit uni à l'élément ligulaire, sa limite théorique est indiquée par des tirets. Élément stipulaire gauche libre.

14. Base du limbe de la feuille adulte. Pas d'indice d'unifacialité.

Source : MNHN, Paris

des sortes d'éperons pleins, voire des éperons vrais et creux. Nous avons décrit de tels éperons à la base des stipules de *Wisteria* (Guénés, 1971 d) et nous en signalerons dans les pièces florales.

g. *La feuille de* Smilax officinalis H. B. *et* K. *et ses vrilles stipulaires*

Nous avons appelé « stipulaires » les éléments latéraux entrant dans la constitution des stipules ligulaires des Graminées et Cypéracées. On a pourtant souvent indiqué que les stipules vraies manquent chez les Monocotylédones. Elle sont très rares en effet sous forme d'appendices isolés. Toutefois Orth (1942) a montré qu'au cours du développement de la feuille de *Smilax*, une base foliaire (*Unterblatt*) est très visible et à partir d'elle se forment les deux vrilles, qui montrent un développement prolleptique. Par conséquent, celles-ci peuvent être considérées comme des stipules (fig. XIII/1-2). Plusieurs auteurs avaient déjà admis cette interprétation; Clos (1857), Arber (1920, 1925) et Orth (1942) ont exposé l'historique de cette question.

Ces deux vrilles sont de plus unifaciales, comme l'a reconnu Orth. Nous avons trouvé un cas, cependant où, chez *Smilax officinalis* les vrilles présentaient sur presque toute leur longueur une rainure correspondant à la face morphologiquement ventrale (fig. XIII/3). La marge inférieure de cette rainure était en continuité avec celle de la gaine et sa marge supérieure avec celle du pétiole, contiguë elle-même avec la marge du côté opposé au niveau de l'insertion des vrilles.

Anatomiquement (Colomb, 1887; Quéva, 1894; Orth, 1942), ces vrilles sont irriguées par un cercle de faisceaux issus de ceux de la gaine. Le pétiole possède un faisceau qui ressemble à un ventro-médian, mais qui apparaît au niveau de la gaine par confluence de deux faisceaux intermédiaires de l'arc vasculaire de celle-ci (fig. XIII/4-8). Il s'agit donc en fait d'un cas où l'anatomie montre un cercle vasculaire qui n'est pas une preuve d'unifacialité; d'ailleurs ce faisceau persiste dans le pétiole bifacial (XIII/8, la flèche indique la marge vraie du pétiole, continue avec celle du limbe), puis disparaît par division en ses deux constituants qui s'unissent aux faisceaux latéraux voisins.

h. *La stipule ligulaire de* Drosera rotuudifolia

Chez les Dicotylédones, les stipules ligulaires sont probablement rares. Nous en avons toutefois décrit des exemples chez des Caryophyllacées, Polygonacées et Rosacées (Guénés, 1969 b). Troll (1939, p. 1269-1270) avait envisagé que l'ochréa de la feuille de *Trifolium repens* L. soit une stipule ligulaire, mais nous avons vu (Guénés, 1967 a) qu'il s'agit d'une stipule médiane (fig. XXXII/9); le pétiole en effet est sûrement unifacial, quoique ne présentant pas de ventro-médian. Les deux faisceaux les plus distaux sont semi-inversés ou inversés, et rapprochés l'un de l'autre (fig. XXXII/13-13'), de plus, la cuticule de tout l'épiderme du pétiole est plissée comme celle de l'épiderme de la face dorsale (abaxiale) du limbe. Des intermédiaires tératologiques entre pétiole bifacial et unifacial se rencontrent lors de la foliarisation du sépale, comme nous le verrons en étudiant celle-ci.

De même le cas des écailles axillaires d'*Anacampseros papyracea* A. Mey. qui pourraient être des ligules vraies (Troll, 1939, p. 1270) reste douteux.

Chez *Drosera rotundifolia* (Guénés, 1966 h), la feuille adulte possède un pétiole bifacial (que Markgraf, 1956, considère comme une base allongée), dont les marges sont normalement continues avec celles du limbe (fig. XIII/14), sans aucune zone transverse. Sa région inférieure est dilatée en une base foliaire. A la limite du pétiole proprement dit et de la base se trouve une « stipule » laciniée.

L'étude des feuilles qui se forment sur chaque article de tige rejoignant les rosettes de deux années successives (Nitschke, 1860; Troll, 1937, p. 241-242) met en évidence le mode de formation de la « stipule ». On trouve d'abord, de bas en haut, des feuilles dont la base n'est pas nettement différenciée (fig. XIII/9) et qui ne possèdent que des poils adaxiaux et marginaux. Puis viennent des feuilles où certains de ces poils tendent à former des lamelles et à se rassembler vers la base de la feuille, de façon que plusieurs poils adaxiaux soient approximativement au même niveau que deux poils marginaux (fig. XIII/10). L'élargissement de ces poils privilégiés devient plus net sur d'autres feuilles, et les poils marginaux se prolongent vers le bas par des régions marginales membraneuses (XIII/11). La région inférieure du pétiole tend à former une gaine. L'union basale des lamelles adaxiales entre elles, et aux lamelles marginales conduit à la « stipule » laciniée (XIII/13). Des cas particuliers ne sont pas rares, tel celui figuré en XIII/12, où la moitié seulement de la ligule vraie est développée, tandis que les

Source : MNHN, Paris

régions marginales manquent, à part un poil très court à droite. La « stipule » semble donc bien formée de deux appendices marginaux, « stipulaires », et d'une série de lamelles issues de la prolifération de la face adaxiale du pétiole, et généralement unies en une membrane à leur base. Bergoldt (1935) avait déjà vu que la « stipule » comporte des éléments médians et des éléments marginaux qui existent seuls chez certaines espèces.

Ces intermédiaires montrent qu'il n'existe pas de différence tranchée entre ligule vraie et trichome. Les Graminées ont souvent d'ailleurs une ligule vraie constituée principalement de poils, portés toutefois par une très courte membrane basale. Il n'existe pas non plus de différence nette entre poils marginaux et appendices stipulaires.

On peut rapprocher cela du cas des feuilles d'*Eryngium amethystinum* L. ou *creticum* Lam., où Arber (1950, p. 139-141) décrit des intermédiaires entre foliole et poil ou entre lobe foliaire et dent sclérifiée respectivement. On peut aussi rappeler les stipules de Crucifères, arrêtées tôt dans leur développement et apparaissant à l'état adulte comme de simples « poils » glanduleux (Norman, 1857 ; Arber, 1950, p. 141-142 ; Weberling, 1956). Il en est de même des stipules de la feuille de *Ricinus comunis* L.

Il est à noter que la stipule ligulaire de *Drosera* se développe de façon proleptique, comme une stipule typique.

i. *L'unifacialité dans la feuille composée.*

La peltation intralaminaire et l'interprétation des stipelles de Thalictrum

Troll (1934, 1939, p. 1612-1630) a montré dans le cas des Ombellifères qu'une feuille composée peut avoir un rachis unifacial sur une plus ou moins grande partie de sa longueur, à partir de la région inférieure du pétiole. Dans la région unifaciale, les folioles ou les rachis secondaires s'insèrent à des niveaux où les marges du rachis primaire sont apparentes sur un bref espace, de manière à être continues avec celles des rachis secondaires ou des pétiolules, qui étaient toujours bifaciaux dans les cas étudiés par Troll. Nous reproduisons les schémas de cet auteur illustrant ces faits (schéma 3).

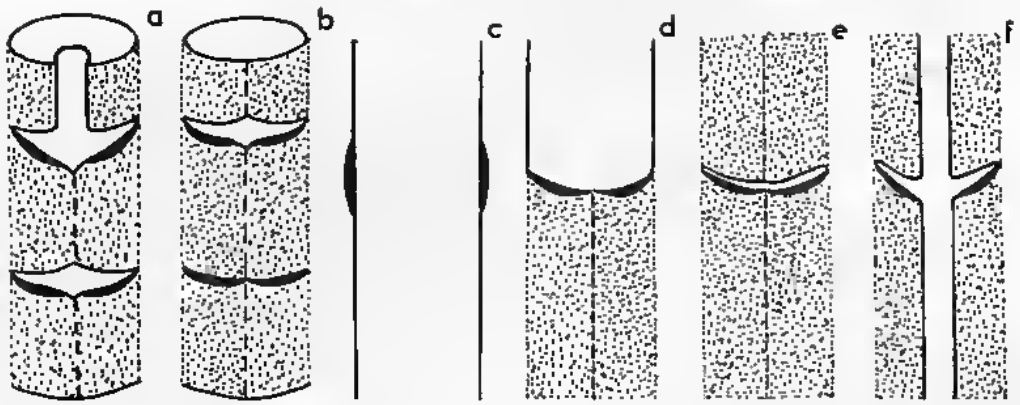


Schéma 3. — D'après Troll (1939). **a-b.** Schéma du rachis de la feuille chez *Carum verticillatum*. La face morphologiquement abaxiale est indiquée en pointillés, la surface d'insertion des pennes en noir. En **a**, le rachis est unifacial en dessous de la paire inférieure de pennes et entre celle-ci et la suivante. Il est bifacial et hypotrophe au-dessus de cette dernière. La surface adaxiale du rachis apparaît entre les deux zones transverses au niveau de l'insertion de la première paire. En **b**, la paire supérieure de pennes s'insère comme la paire inférieure en **a**, et la paire inférieure s'insère sans qu'apparaisse une zone transverse supérieure, la surface adaxiale n'est donc pas visible. C'est le cas normal pour les deux tiers inférieurs du rachis de *Carum*. Le tiers supérieur est bifacial (voir texte). **c-f.** Insertion longitudinale et transverse des pennes dans des rachis bifaciaux, unifaciaux et hypotrophes. **c.** Rachis bifacial, pennes insérées longitudinalement sur ses marges. **d.** Rachis unifacial en dessous de l'insertion des pennes, bifacial au-dessus. Pennes insérées transversalement sur la zone transverse. **e.** Rachis unifacial en dessous comme en dessus de l'insertion de la paire de pennes, insérées transversalement sur la zone transverse inférieure ainsi formée. **f.** Rachis hypotrophe en dessous et en dessus de l'insertion de la paire de pennes. Celles-ci sont insérées obliquement sur la zone transverse inférieure incomplète ainsi formée. Face morphologiquement dorsale en pointillés, surface d'insertion des pennes en noir.

Source : MNHN, Paris

Les régions d'insertion des rachis secondaires sur le rachis primaire déterminent donc la formation de deux zones transverses (*Querzonen*), lorsque ce rachis primaire est unifacial tant au-dessus qu'au-dessous de l'insertion, et d'une seule zone transverse s'il n'est unifacial qu'au-dessous (schéma 3/*a-b*).

Ces zones transverses peuvent en principe proliférer comme celle qui marque la limite de la gaine bifaciale et du pétiole unifacial, et qui produit la stipule médiane. Troll n'avait pas signalé une telle activité des zones transverses, mais Rauh (1942) a vu que chez l'Ombellifère *Discopleura capillacea* DC., il existe des pennes médianes ventrales, qui sont formées par l'activité de telles zones à chaque « nœud » du rachis primaire, qui redevient d'ailleurs bifacial au-dessous et au-dessus de chaque région nodale.

Nous avons été amené (Guédès, 1968 a) à interpréter grâce à cette conception les stipelles des feuilles de *Thalictrum*, qui n'avaient pas été étudiées jusqu'ici à notre connaissance, et qui étaient considérées comme de simples émergences du rachis.

Les stipelles sont d'une manière générale (Troll, 1935, 1939, p. 1557-1564 ; Müllerot, 1940) des foliolules de second ordre, dépendant fondamentalement des rachis insérés sur le rachis primaire, ou des pétiolules des folioles portés par celui-ci. Du fait de la localisation de la croissance de l'ébauche foliaire, intense au-dessus du niveau de l'insertion et non en dessous, ces éléments se trouvent insérés juste à la limite des rachis primaire et secondaire ou du rachis et des pétiolules des folioles. Il arrive qu'ils soient même insérés sur le rachis primaire lui-même ce qui donne lieu à la formation de « pennes intermédiaires » (*Zwischenfiedern*) de petite taille, intercalées entre les pennes principales, comme chez les *Solanum*, *Agrimonia*, etc. Ces derniers cas correspondent à des pennes décurrentes, mais découpées en pinnules, les pinnules formées par la partie de la penne décurrente sur le rachis primaire sont évidemment insérées sur ce dernier. Dans les cas étudiés par Troll et Müllerot, les rachis primaires étaient bifaciaux.

Mais chez *Thalictrum*, le rachis primaire est unifacial, comme le montre l'existence d'une stipule médiane (fig. XIV/1, XV/1). L'anatomie montre bien un système de faisceaux inversés adaxiaux, mais (voir Guédès, 1968 a) ceux-ci apparaissent déjà dans la gaine bifaciale, et ce n'est en somme que par hasard que l'anatomie est elle-même « unifaciale ». Elle le serait aussi sans doute, en apparence, si le rachis ne l'était pas, comme cela se produit chez *Aquilegia vulgaris*.

Chez *Thalictrum minus* L. et *flavum* L., les stipelles se sont révélées bien plus complexes qu'on ne les décrit habituellement. Au niveau des insertions des rachis secondaires inférieurs, nous avons trouvé le plus souvent deux écailles ventrales superposées (fig. XIV/1, XVI/1) en avant, et en arrière deux petites oreillettes (XIV/2, 7, 8, 9) formées de lamelles repliées vers l'avant. Assez souvent, dans l'aisselle des rachis secondaires, les bords de ces oreillettes tendent à être reliés par des petites écailles avec ceux des écailles antérieures (fig. XIV/7, 8, XV/7). D'autre part au niveau des feuilles bractéales, la stipule médiane n'existe plus, la première paire de rachis secondaires s'insère juste en haut de la gaine, et les marges de celle-ci sont continues avec les éléments des stipelles correspondantes (fig. XVI/2-5), qui sont alors réduites à leur écaille supérieure (XVI/2). Cette dernière n'est finalement représentée que par un bourrelet, puis disparaît (XVI/3-5). On voit les marges de la gaine s'engager dans l'aisselle des rachis secondaires et tendre à être en continuité avec les oreillettes dorsales, par l'intermédiaire d'écailles membraneuses situées dans l'aisselle de ceux-ci (XV/1). La disposition des écailles peut d'ailleurs être assez complexe (XIV/6).

Dans les « nœuds » supérieurs du rachis primaire, seule l'écaille inférieure subsiste (XIV/3) et l'on obtient la disposition classique.

La disparition de l'écaille supérieure se fait avec des intermédiaires gradués (fig. XV/3, 5 ; Guénès, 1968 a).

Nous avons été amené à penser que les stipelles représentent les marges vraies du rachis, apparentes sous forme de deux zones transverses à l'insertion de chaque paire de rachis secondaires. Ces marges sont apparentes en avant, et aussi dans les aisselles des rachis secondaires, espace dans lequel elles forment les petites écailles axillaires et les oreillettes dorsales.

Les rachis secondaires sont eux-mêmes unifaciaux, aucune marge n'y est visible. Par conséquent, à la différence des Ombelliféres, les zones transverses ne sont pas continues avec des marges des ramifications du rachis primaire, mais forment une figure fermée. Quelques schémas expliciteront cette interprétation (schéma 4). Nous avons figuré en XV/12 la région basale d'une feuille de *Myrrhis odorata*

Source : MNHN, Paris

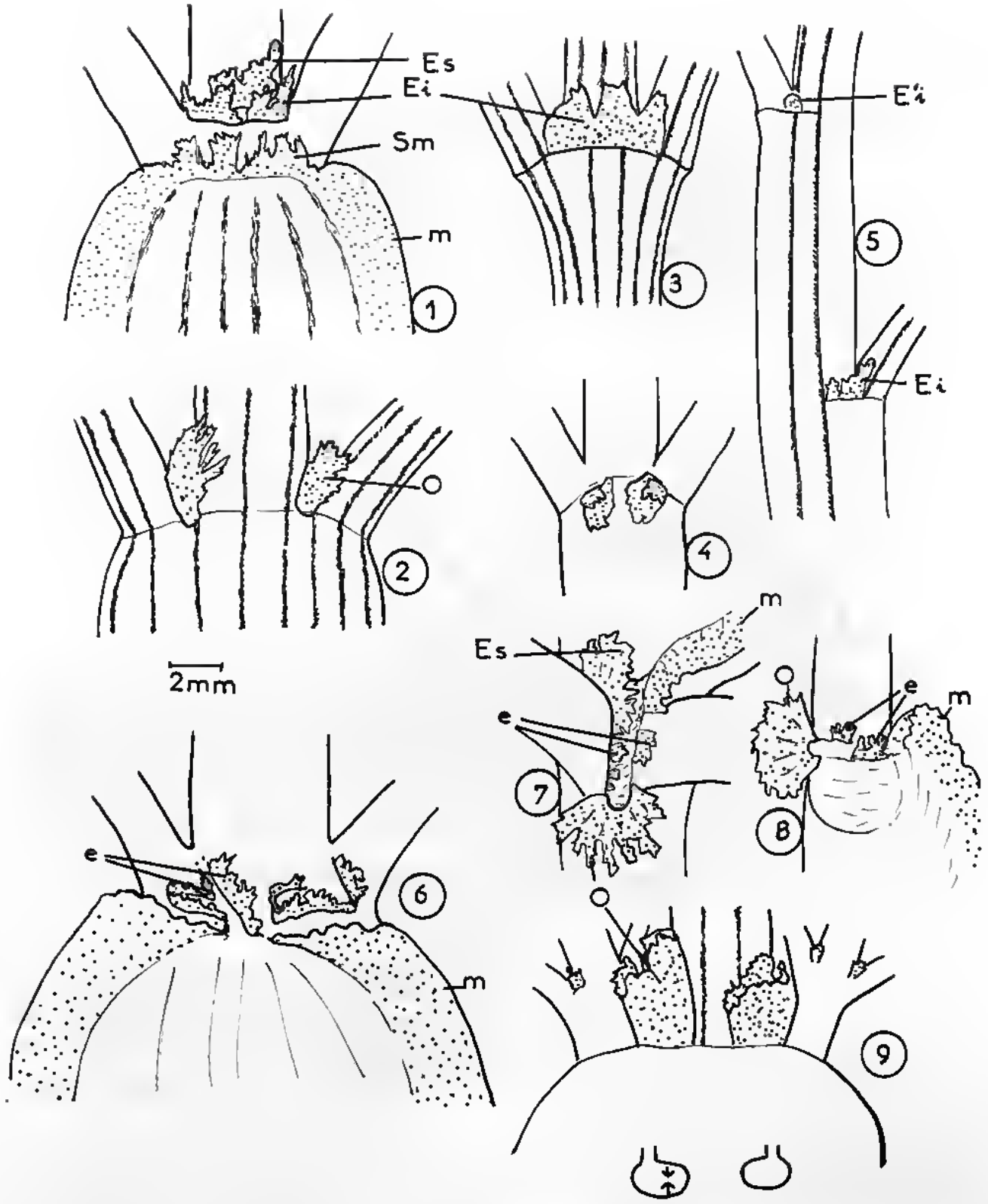


Fig. XIV. — *1-5. Thalictrum minus.* — *1.* Feuille bractéale, avec stipule médiane et deux « étages » stipellaires. Vue ventrale.

2. Id. Vue dorsale, oreillettes dans les aisselles des rachis secondaires.

3. Ramification du rachis primaire avec seulement une écaille inférieure. Vue ventrale.

4. Ramification avec deux écailles reployées distalement vers l'intérieur.

5. Cas exceptionnel où deux rachis secondaires ne s'insèrent pas au même niveau. Chaque niveau possède une écaille stipellaire inférieure.

6-9. Thalictrum flavum. — *6.* Feuille bractéale, marges de la gaine en continuité d'un côté avec les stipelles.

7-8. Aisselles de rachis secondaires montrant de petites écailles reliant les marges de la gaine au bord centrifuge des oreillettes, et les bords centripètes de ces dernières aux bords de l'écaille stipellaire ventrale (correspondant à l'écaille supérieure des niveaux à deux « étages » d'écailles).

9. Vue dorsale d'une feuille à oreillettes dont l'insertion est étirée dans le sens transversal vers la ligne médio-dorsale. En bas, forme de cette insertion.

Source : MNHN, Paris

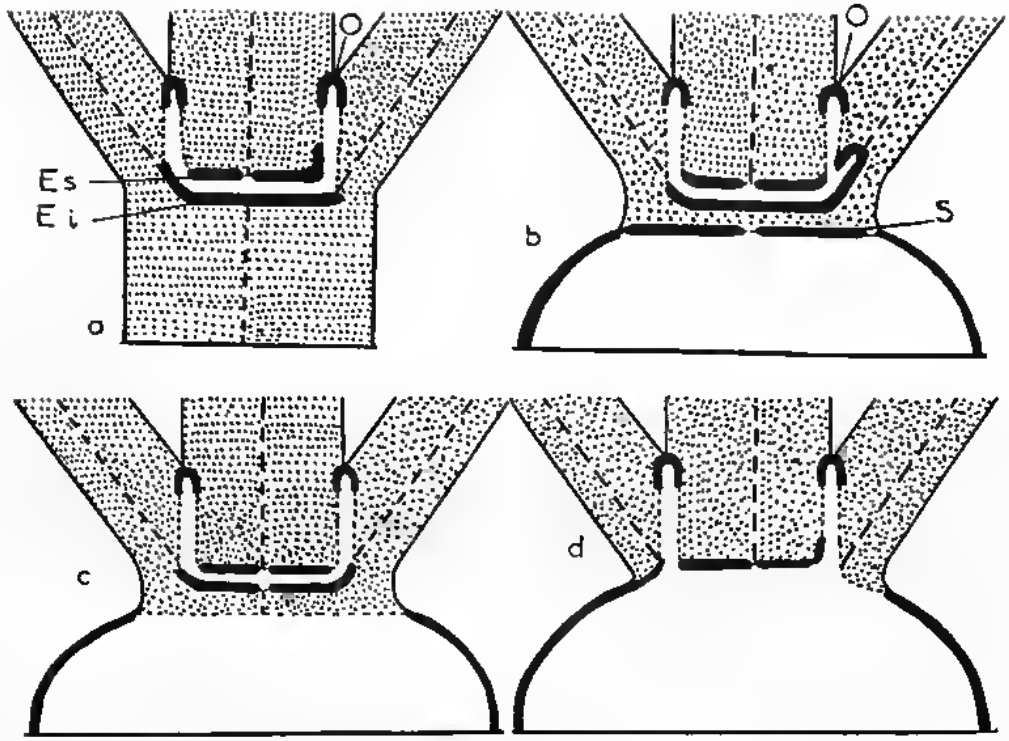


Schéma 4. — *Thalictrum minus* et *flavum*. — Schémas de l'organisation de la feuille. **a.** Insertion d'une paire de rachis secondaires unifaciaux sur le rachis primaire également unifacial. Les deux zones transverses sont occupées par des écailles stipellaires. Les marges forment de plus deux diverticules dans les aisselles des rachis secondaires, et produisent les oreillettes dorsales (*O*). **b.** Insertion de la première paire de rachis secondaires au-dessus de la gaine bifaciale. Le pétiole est nul, mais une stipule médiane se forme encore. **c.** La stipule médiane ne se forme plus mais l'existence de deux étages d'écailles stipellaires conduit à admettre à son niveau l'existence d'une zone transverse qui ne prolifère pas. Elle est d'ailleurs souvent visible sous forme d'un bourrelet. **d.** Feuille bractéale. Les marges de la gaine s'engagent directement dans les aisselles des rachis secondaires, forment les oreillettes, reviennent en avant et produisent l'étage unique d'écailles stipellaires.

Noter en **b** le diverticule des marges de la zone transverse, à droite, qui rend compte de l'extension des membranes stipellaires au-delà du niveau de l'aisselle du rachis secondaire.

Scop. (Ombellifères). On voit que les marges de la gaine sont continues avec la marge inférieure des rachis secondaires bifaciaux. Si l'on imagine que ceux-ci sont devenus unifaciaux, ainsi que les rachis primaires (les rachis sont déjà hypotrophes), on obtient la morphologie d'une feuille bractéale de *Thalictrum*. Toutefois, il faut aussi supposer que les marges forment aux endroits indiqués par les flèches deux diverticules s'engageant dans les aisselles des rachis secondaires.

A la différence de Mansion (1897), nous n'avons pas vu de faisceaux dans les « stipelles » de *Thalictrum flavum* que nous avons étudiées.

Chez *Thalictrum aquilegifolium* L., les stipelles sont organisées différemment. Il n'y a pas deux oreillettes dorsales, on trouve une vaste écaille bifide (fig. XV/8-9). Les deux écailles se rejoignent latéralement et forment un collier interrompu à leur point de contact (Arber, 1930). Au niveau des ramifications des rachis secondaires, les écailles sont plus petites et ne se rejoignent plus (fig. XV/10-11).

Nous n'avons pas trouvé de fait permettant d'interpréter sûrement ces colliers. Cependant, chez les deux autres *Thalictrum*, les zones transverses ventrales peuvent émettre des diverticules latéraux extérieurs aux rachis secondaires (fig. XV/2, flèche), et les diverticules dorsaux munis d'oreillettes peuvent faire de même (XIV/9). Nous avons alors pensé que les colliers du *Thalictrum aquilegifolium* correspondent à une prolifération de la face dorsale du rachis, unifacial là aussi, qui dans ce cas, ne libérerait pas ses marges au niveau des ramifications. Chaque écaille correspondrait en somme à l'union

Source : MNHN, Paris

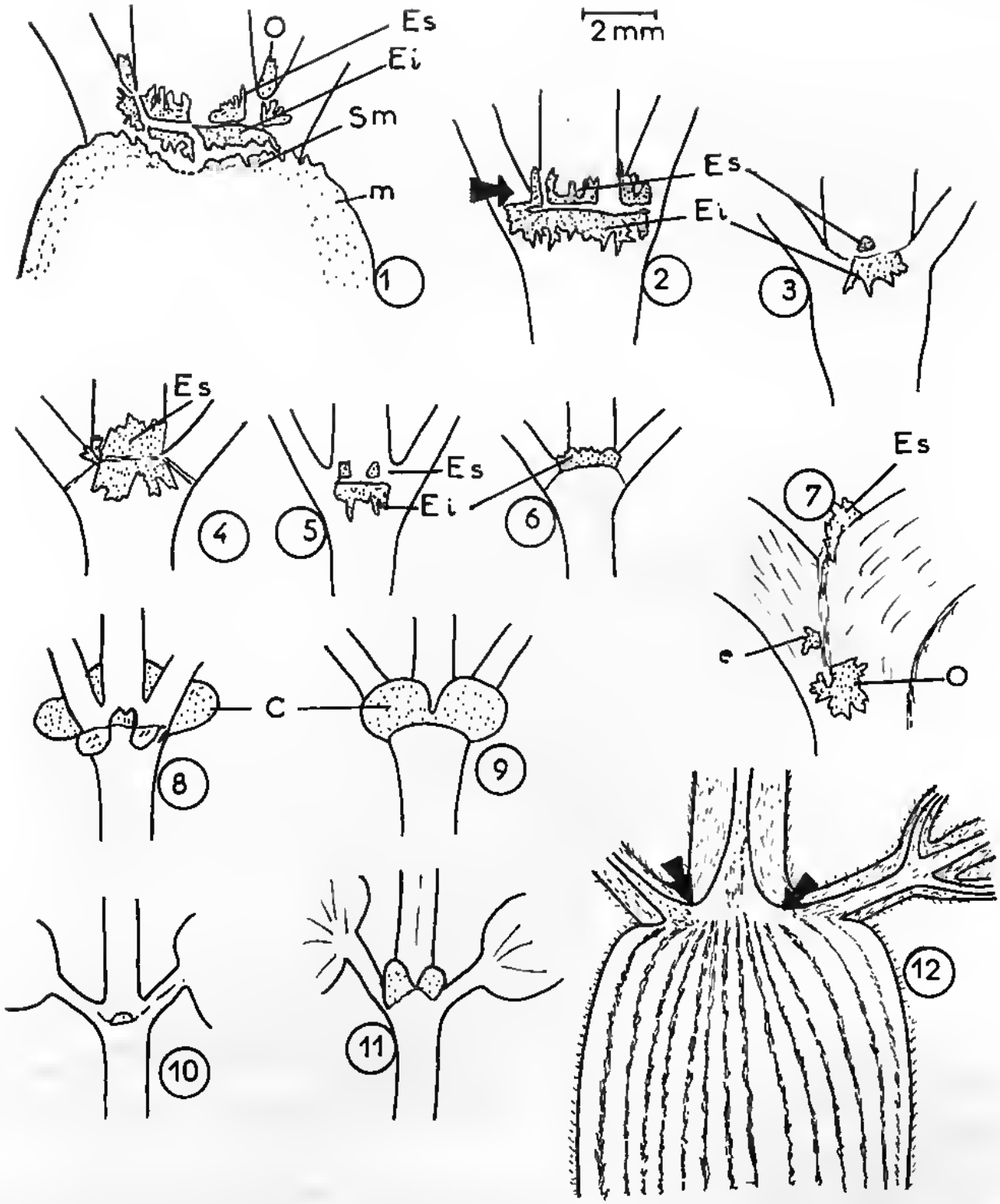


Fig. XV. — *1-7. Thalictrum minus.* — *1.* Feuille bractéale munie d'une stipule médiane et de deux étages de membranes stipellaires.

2-6. Insertion des paires successives de rachis secondaires. Écaille supérieure déjà réduite en *3* et *5*, disparue en *6*. Noter qu'en *2*, l'écaille inférieure dépasse latéralement à gauche, le niveau de l'aisselle du rachis secondaire, revient sur elle-même et s'engage dans cette aisselle.

7. Aisselle d'un rachis secondaire montrant une petite écaille qui semble située sur le trajet de la marge entre le bord de la gaine et le bord centrifuge de l'oreillette (voir texte, et fig. XIV/*7-8*).

8-11. Thalictrum aquilegifolium. — *8-9.* Collier stipellaire. Face ventrale (*8*) et face dorsale (*9*).

10-11. Insertion de deux folioles près de l'extrémité d'un rachis de dernier ordre. Existence de petites écailles stipellaires ventrales (*10*) et dorsales (*11*).

12. Myrrhis odorata. — Insertion des rachis secondaires juste en haut de la gaine. Ces rachis sont bifaciaux et l'une de leurs marges se continue par celle de la gaine, l'autre par celle du rachis (flèches).

Source : MNHN, Paris

des deux écailles ventrales des autres *Thalictrum* ou des deux éléments des diverticules des oreillettes dorsales (XIV/9, flèche). Les colliers seraient donc limités des deux côtés par la face morphologiquement externe de la feuille.

Nous avons rapproché ces colliers de ceux, parfaits, qu'on trouve au niveau des trifurcations de la feuille de *Nandina domestica* Thunb. (Berbéridacées ; fig. XVI/6-11). Cette feuille possède aussi une stipule médiane et son rachis est unifacial. Au moment de l'émission des deux rachis secondaires également unifaciaux (XVI/7-8), le rachis primaire forme une collerette massive, qui semble bien être une prolifération de la face externe, seule apparente ; la même chose se produit au niveau de l'insertion de paires de folioles latérales (XVI/9) ou de trios de folioles terminales (XVI/10-11).

Fig. XVI. — *1-5. Thalictrum minus.* — *1.* Feuille bractéale à stipule médiane réduite à un bourrelet, et à deux rangées d'écailles stipellaires. A droite, l'écaille inférieure dépasse le niveau d'insertion du rachis et est doublée par une écaille qui revient au niveau de cette insertion et s'engage dans l'aisselle du rachis.

2. Marges de la gaine s'engageant dans les aisselles des rachis secondaires ; stipelles à un seul « étage » d'écailles par conséquent.

3. Id. 2, mais écailles réduites à des bourrelets.

4. Plus de trace d'écailles stipellaires.

5. Id., mais des écailles axillaires en continuité avec les marges de la gaine visibles dans les aisselles des rachis secondaires.

6-11. Nandina domestica. — *6.* Gaine et pétiole d'une feuille âgée après abscission des rachis secondaires et du rachis primaire en haut du pétiole.

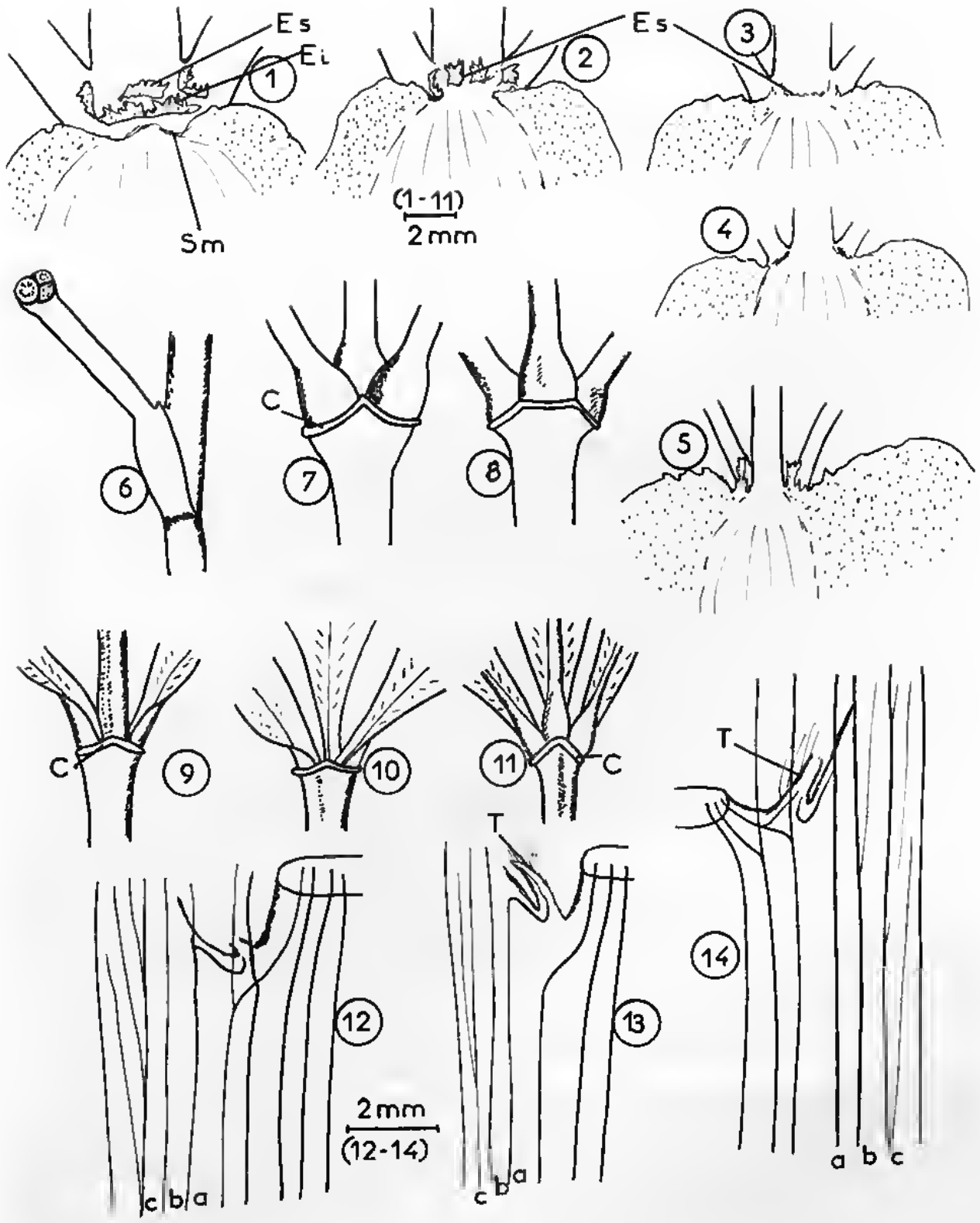
7-8. Insertion des rachis secondaires et du rachis primaire en haut du pétiole. Collerette entourant les trois éléments, vue ventrale (*7*) et dorsale (*8*).

9. Insertion de deux folioles sur un rachis de dernier ordre. Collerette entourant ces deux folioles.

10-11. Trio terminal de folioles, vue ventrale (*10*) et dorsale (*11*). Collerette encore présente.

12-14. Oryza sativa. — Région ligulaire de la feuille, vue dorsale, limbe enlevé. Des faisceaux longitudinaux (*a, b, c*) de la gaine passent directement dans les régions distales (stipulaires) de la ligule (stipule ligulaire). Le talon est irrigué par un de ces faisceaux ou de leurs rameaux.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Chapitre III

LES PRÉFEUILLES. LE CAS DE LA PRÉFEUILLE DES MONOCOTYLÉDONES

Le premier ou les deux premiers phyllomes d'un rameau ont en général une forme particulière, et ont reçu le nom de préfeuilles. Il en existe généralement deux, parfois une seule, chez les Dicotylédones, et une seule, parfois deux, chez les Monocotylédones. Chez les Dicotylédones, la préfeuille unique peut être univalente, correspondant à un seul phyllome, ou bivalente, correspondant à l'union de deux pièces foliaires (Foster, 1932 ; F. Bugnon, 1952). Chez les Monocotylédones, la préfeuille est le plus souvent bicarénée, les deux carènes limitent l'espace adossé à l'axe qui produit le rameau porteur de la préfeuille. La signification de celle-ci a été surtout discutée chez les Graminées. Comme pour le cotylédon, beaucoup d'auteurs ont voulu y voir un organe bivalent. L'historique de ce problème est résumé par Rüter (1918), Guillaud (1925) et Arber (1925, p. 131-135). Rüter (1918), Troll (1937, p. 448-450 ; 1962), Blaser (1944), McClure (1966) et Butzin (1965) admettent la bivalence de la préfeuille soit dans le cas général, soit dans celui des Graminées ou des Cypéracées. P. Bugnon (1921), Arber (1925), Guillaud (1925) ou Usui (1957) considèrent la préfeuille des Graminées comme univalente. En fait (F. Bugon et Bonnard, 1966) les deux types de préfeuilles doivent exister, la préfeuille univalente doit être la plus répandue, mais celle d'*Asparagus* est bien bivalente. Il y a d'ailleurs deux préfeuilles chez les Dioscoréacées.

La préfeuille univalente peut se présenter d'au moins deux façons. Ou bien elle est insérée latéralement, l'une des carènes renferme le faisceau médian, l'autre renferme l'un des faisceaux latéraux, le second latéral manque en général, mais peut exister. C'est le type du *Tradescantia virginica* L. (Gravis, 1891) et des Graminées (P. Bugnon, 1921 ; Guillaud, 1925 ; Arber, 1925, p. 135). Ou bien elle est insérée adaxialement, et son faisceau médian est peu développé tandis que chaque carène est occupée par un faisceau latéral de plus grande taille. Ce cas n'était connu que chez l'*Ornithogalum caudatum* Jacq., où Lonay (1902) avait vu que lorsque les bourgeons axillaires sont développés normalement à l'aisselle des bases foliaires du bulbe, ce qui est rare, leur préfeuille est organisée de cette façon, elle possède une gaine et un limbe, et les deux carènes de la gaine se prolongent au dos des faisceaux latéraux du limbe. Mais en général, ces bourgeons sont présents sous forme de bulbilles sériaux déplacés au dos de la base foliaire située au-dessus de l'aisselle foliaire dont ils dépendent ; leur préfeuille tubérisée est alors réduite à sa gaine, bicarénée, mais du type graminéen : son médian occupe une carène, un de ses latéraux occupe l'autre, le second latéral est beaucoup plus faible. La préfeuille des bulbilles adventives est aussi réduite à sa gaine, mais elle n'est pas bicarénée et possède deux latéraux d'égale importance et un médian bien développé.

1. La préfeuille de *Zebrina pendula* Schnizl.

Dans les pousses aériennes de *Zebrina pendula*, on trouve (Guédès, 1968 b) des rameaux axillaires qui se développent du côté dorsal en perçant les bases des gaines fermées [1] des feuilles axillantes (ramification extra-axillaire, ou coléotrypie, Troll, 1961). Le faisceau médian de la feuille fait un détour (fig. XVIII/9) et contourne ainsi l'endroit où passera le rameau axillaire. Celui-ci (Troll, 1954, p. 325) forme d'abord une préfeuille, réduite à la gaine fermée, puis une primefeuille, également réduite à une gaine, puis des feuilles végétatives disposées à peu près de façon distique, dans un plan perpendiculaire à celui des feuilles du rameau porteur. Cependant les deux orthostiques du rameau axillaire sont rappro-

(1) Les bractées inflorescentielles ont des gaines ouvertes (fig. XVIII/8).

Source : MNHN, Paris

chées l'une de l'autre du côté de ce rameau porteur, mais les limbes s'écartent ensuite du côté opposé. Les feuilles âgées se rapprochent donc les unes des autres vers le bas, les feuilles jeunes vers le haut.

La préfeuille est insérée à l'extrême base du rameau axillaire, la primefeuille en est séparée le plus souvent par un entre-nœud, qui peut ne pas se développer (fig. XVIII/1). Dans ce cas, la première feuille qui suit n'a qu'un petit limbe.

La préfeuille n'est pas adossée à l'axe porteur, elle n'est pas bicarénée (XVIII/10). Elle comporte un faisceau médian se terminant au niveau d'une pointe, et, de chaque côté, deux faisceaux latéraux en général (XVIII/2-3). La primefeuille est organisée de la même façon, sa pointe terminale est située du côté opposé, elle comporte trois faisceaux latéraux de chaque côté (1, 2, 3-1′, 2′, 3′), le plus souvent, et des faisceaux intermédiaires entre le médian et les premiers latéraux, et parfois entre les seconds et troisièmes (XVIII/4-5). La première feuille si elle a un limbe réduit, a une gaine encore organisée de la même façon, mais le limbe possède un quatrième faisceau latéral, du côté de l'axe principal (fig. XVIII/6). Dans la première feuille à limbe bien développé (XVIII/7), le faisceau 4 existe dans le limbe du côté de l'axe principal et aussi de l'autre côté ; il descend maintenant dans la gaine du côté de l'axe principal. Des faisceaux intermédiaires existent toujours entre les faisceaux 1 et 2 ou 1′ et 2′, au moins dans le limbe. Enfin, dans une feuille parfaite, les faisceaux 4-4′ existent des deux côtés dans la gaine, et le côté adaxial favorisé possède un faisceau 5 dans le limbe (XVIII/9). Des faisceaux intermédiaires existent maintenant entre 2 et 3, 2′ et 3′, 3 et 4, 3′ et 4′, et descendent jusque dans la gaine (sauf le faisceau situé entre 3′ et 4′ dans le cas de la figure XVIII/9).

La préfeuille correspond donc ici à la *gaine d'une seule feuille*. La plante présente normalement les intermédiaires permettant d'établir cette univalence ; l'acquisition de la structure foliaire est progressive en bas du rameau axillaire.

2. La préfeuille de *Juncus lampocarpus* Ehrh.

Chez *Juncus lampocarpus*, les préfeuilles normales (fig. XIX/1-3) sont de petites écailles enveloppant la base des rameaux (Bucheneau, 1865-1866). Elles possèdent suivant leur taille deux faisceaux (fig. XIX/1) ou en plus de ceux-ci, quelques rameaux en dépendant (XIX/2) ou encore en plus, quelques fins faisceaux situés entre eux et insérés directement sur l'axe (XIX/3).

Les deux faisceaux principaux sont situés de part et d'autre de l'axe principal et sont accompagnés de deux carènes dans la moitié inférieure de la préfeuille.

Dans les plantes prolifères attaquées par le *Livia juncorum*, les rameaux axillaires végétatifs ou inflorescentiels se développent fortement sous forme de rameaux végétatifs à entre-nœuds presque nuls, mais dont les feuilles ont des gaines hypertrophiées. La préfeuille devient beaucoup plus volumineuse et acquiert un petit limbe (Guénès, 1968 d).

On voit alors (fig. XIX/4-7) que les deux faisceaux principaux de cette préfeuille deviennent deux faisceaux *latéraux* de la feuille. Parmi les petits faisceaux situés entre eux, un prend de l'importance (XIX/5) et devient le médian qui passe dans la pointe représentant le limbe (XIX/6). Ces préfeuilles sont plus épaisses que les préfeuilles normales, et comprimées contre l'axe principal, elles montrent deux carènes assez nettes (XIX/9) *situées au niveau des faisceaux latéraux.*

Les préfeuilles plus foliarisées (XIX/7-8) montrent que les deux faisceaux latéraux de la préfeuille correspondent aux deux faisceaux 1-1′ de la feuille végétative, ils sont séparés du médian par plusieurs faisceaux intermédiaires dans la gaine hypertrophiée.

La préfeuille de ce Jonc, encore homologue de la gaine, ou de la partie inférieure de la gaine, d'une feuille végétative, est cette fois organisée comme la préfeuille des rameaux axillaires d'*Ornithogalum caudatum*. La préfeuille est donc véritablement adossée. La feuille qui la suit ne lui est pas opposée, mais décalée d'un côté, les feuilles suivantes sont décalées du même côté par rapport à elle. La phyllotaxie est voisine du type quinconcial.

Bien entendu la nature vaginale de la préfeuille n'est pas générale. Fréquemment les préfeuilles comportent un limbe. Des préfeuilles vaginales existent aussi chez les Dicotylédones (*Vicia*, *Hedera*). La morphologie de la préfeuille varie par ailleurs suivant la région de la plante où est située le rameau axillaire qui la porte (Troll, 1939, p. 1373-1379).

Source : MNHN, Paris

Chapitre IV

CONCLUSION SUR LES PHYLLOMES VÉGÉTATIFS

Dans l'exposé précédent, nous avons essayé de donner quelques exemples nouveaux de particularités d'organisation assez peu connues des phyllomes végétatifs. Celles-ci, comme nous allons le voir, sont plus fréquentes dans les phyllomes floraux, et ont empêché souvent qu'on puisse préciser les homologies entre ceux-ci et les pièces végétatives, dans l'ignorance où l'on était de l'existence d'éléments végétatifs présentant les particularités structurales plus communes dans les pièces sexuées.

Le phyllome végétatif nous est apparu comme un organe laminaire à symétrie bilatérale, formé par un axe, et montrant le plus souvent une face adaxiale et une face abaxiale de morphologies différentes. Cette lame est le « protophyllode » de P. Bugnon (1926).

Dans cette lame, peuvent se différencier des faisceaux plus ou moins nombreux, qui restent parallèles, s'écartent en éventail à partir d'un certain niveau, ou s'écartent successivement de plus en plus haut plus ils sont près du faisceau médian. Cet écartement met en cause chaque fois un seul faisceau ou un groupe de faisceaux. Un seul faisceau, élément complexe, peut se dissocier en ses constituants : il y a « émission de rameaux ». Les modalités de la croissance en longueur et en largeur de l'ébauche foliaire au moment de la différenciation des procambiums rendent probablement compte de ces variations. La lame du limbe résulte de ces processus.

La lame fondamentale peut rester entière, ou croître sous forme de folioles séparées à partir d'un certain moment. Il y a des intermédiaires entre les deux états.

Souvent la région inférieure de cette lame acquiert très tôt une morphologie spéciale et constitue une base (*Unterblatt*), dans laquelle la croissance en longueur prédomine, même si ce n'est pas le cas pour le reste de lame du phyllome.

Si la marge de cette base croît de manière à produire des appendices, ceux-ci sont souvent adaptés à la protection du bourgeon, se développent proleptiquement, et constituent les *stipules*. Ces stipules ne diffèrent pas fondamentalement des folioles et de nombreux termes de passage se rencontrent entre les deux formes, liés à une différenciation imparfaite de la base par rapport au reste de la lame. La base peut aussi former une lame latérale non découpée en stipules (foliarisation de la base) qui semble être un « limbe de la base ». Il y a aussi des intermédiaires entre cette lame et les stipules bien différenciées.

La région inférieure de la feuille, ou celle comprise entre la base et le limbe subit le plus souvent une croissance intercalaire et forme le pétiole. Si la feuille n'a pas différencié de base, *elle forme son pétiole à partir de la région du primordium qui chez les autres plantes sert à la formation de la base.*

Dans les cataphylles, le plus souvent, *la région inférieure* du primordium se développe à peu près seule ; suivant les cas, *elle correspond évidemment soit au pétiole*, soit à la base de la feuille végétative. Il est aussi des cataphylles où les stipules jouent un rôle prépondérant (Cupulifères), ou même qui sont formées de toute la lame foliaire. Nous n'en avons pas étudié d'exemples, car ces faits semblent bien établis (Avebury, 1908, p. 120-144 ; Troll, 1939, p. 1285-1289, 1334-1336, 1342-1344). Parfois aussi, c'est le *sommet* de la lame qui forme la cataphylle (Schulze, 1934, 1935 ; Troll, 1939, p. 1335-1336).

La région pétiolaire d'une feuille, surmontant en général la base, peut être *unifaciale*, seule la face morphologiquement abaxiale (dorsale) est alors apparente.

Si cette région unifaciale surmonte une région (base) bifaciale, les marges de cette dernière doivent converger médio-ventralement, formant une *zone transverse* (*Querzone*). La prolifération de celle-ci

Source : MNHN, Paris

en stipule conduit à la formation d'une stipule médiane, qui correspond à l'union congénitale des stipules. Il se peut que toute la région de la feuille surmontant la base soit unifaciale (*Juncus*, *Allium*).

Les rapports entre région basale et région de l'*Oberblatt* ainsi que les modalités d'acquisition de l'unifacialité sont résumés par le schéma 5.

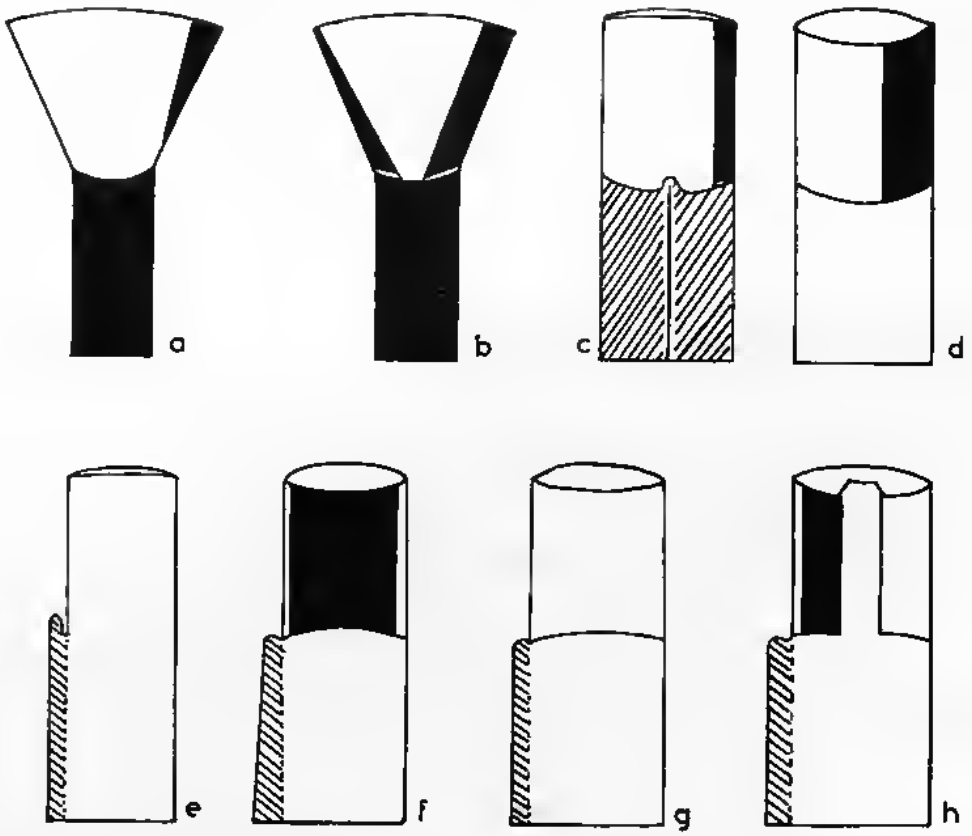


Schéma 5. — Correspondance entre les régions basales ou pétiolaires et limbaires de feuilles. **a.** Feuille à pétiole unifacial, à gauche, le tissu formant la région antérieure du pétiole (en noir) ne participe pas à la formation du limbe (*Dioscorea*), à droite, il y forme une zone distale. **b.** *Id.*, mais le tissu de la région antérieure du pétiole forme deux zones latérales du limbe. **c.** Feuille à gaine embrassante et limbe bifacial. A gauche, le tissu de la région antérieure de la gaine ne participe pas à la formation du limbe (*Melica*), à droite, il y forme une bande distale (en noir). **d.** Feuille à gaine ouverte et limbe unifacial. A gauche, le tissu de la gaine sert à former la face adaxiale du limbe, à droite, celle-ci est formée par une bande de tissu (en noir) surajoutée. **e.** Feuille à limbe et gaine bifaciaux ; à gauche, une région distale de la gaine se termine en stipules libres et n'a donc pas d'homologue dans le limbe. **f.** Gaine bifaciale ; à gauche, même phénomène qu'en **e.** Limbe unifacial dont la région adaxiale est formée par l'adjonction d'une plage tissulaire (en noir, *Allium vineale*). **g.** Gaine bifaciale ; à gauche, même phénomène que dans les cas précédents. Limbe unifacial dont la région adaxiale est formée par le même tissu que la gaine (*Juncus lampocarpus*). **h.** Gaine bifaciale ; à gauche, même phénomène que précédemment. Limbe hypotrophe. A droite, la région adaxiale de la surface dorsale est formée par le même tissu que la gaine (*Schoenus nigricans*). A gauche, elle est formée par une bande de tissu surajoutée (en noir). Dans les cas des figures **f** et **h** à gauche, on peut considérer que le tissu surajouté au niveau du limbe du côté adaxial correspond en fait à la « récupération » de la bande tissulaire distale de la gaine perdue au passage de celle-ci au limbe. Voir texte.

Les surfaces adaxiale ou abaxiale d'une lame de phyllome peuvent former des proliférations qui ressemblent à des stipules médianes, mais dont l'existence n'est pas liée à l'unifacialité de la région sus-jacente ou sous-jacente, donc à l'existence d'une zone transverse. Il s'agit de *ligules vraies*.

Les zones unifaciales de phyllomes présentent souvent de fausses marges, qu'il faut se garder de confondre avec les marges vraies. Ceci est facile lorsque ces dernières sont apparentes à un autre niveau, car alors elles ne sont pas continues avec les premières (Dioscoréacées).

Source : MNHN, Paris

L'anatomie est souvent un bon critère d'unifacialité, la région topographiquement adaxiale d'un organe unifacial présentant des faisceaux inversés. Mais il existe des organes unifaciaux où le système vasculaire est réduit à un ou quelques faisceaux abaxiaux, et donc où l'unifacialité ne se traduit pas dans l'anatomie. Inversement, il existe des portions de phyllomes bifaciales et pourtant munies de faisceaux inversés (pétiole et rachis d'Ancolie).

Le nombre de faisceaux principaux et de traces foliaires des phyllomes végétatifs d'une plante est variable (*Zebrina pendula*, organes bractéaux et foliaires d'Ancolie ; voir aussi Müller-Hoefs, 1944 ; Post, 1958). Ces phyllomes restent bien entendu homologues les uns des autres.

Ceci doit être signalé puisque actuellement encore quelques auteurs contestent l'homologie de certains phyllomes floraux avec les phyllomes végétatifs simplement parce que le nombre de leurs traces est différent.

* * *

Cette conception se rapproche des vues *phylogéniques* de Tyler (1897), Domin (1911 a et b, 1931) et Majumdar (1957), qui envisagent la segmentation en base et limbe (et éventuellement en folioles) d'une feuille ancestrale laminaire, formée elle-même de diverses façons suivant les auteurs. Ici toutefois, nous nous limitons à une dérivation typologique, en essayant d'appuyer cette notion sur des arguments qui n'ont pas été retenus par les auteurs cités.

C'est aussi dans une perspective phylogénique que Cusset (1965) a voulu soutenir une conception proche de celle qu'avait envisagée de Candolle (voir ci-dessus) pour l'interprétation des limbes de feuilles entières, qui résulteraient pour lui de la soudure de plusieurs folioles. Chacun de ces folioles correspondrait à une nervure pennée. Les feuilles de Passifloracées ont conduit Cusset à cette façon de voir ; elles possèdent souvent des glandes paginales situées aux points d'affrontement des nervures de troisième ordre, qui marqueraient la ligne de suture des articles (folioles) constituant le limbe.

Cusset a été amené à admettre que la feuille d'un *Passiflora* à trois lobes représente l'union de trois feuilles entières du type de celle d'*Adenia*. D'après ses figures concernant la vascularisation d'un *Adenia* cf. *lobata* (Jacq.) Engl. (Cusset, 1965, pl. VII), il semble que le pétiole possède trois faisceaux principaux de part et d'autre du médian, les deux distaux se rendent dans la glande de la base du limbe, l'interne forme un faisceau latéral de celui-ci. Or une Passiflore à feuille trilobée (*Passiflora viridiflora* Cav., pl. VIII, fig. 6-8) possède de la même façon dans sa jeune feuille un faisceau médian, se rendant au lobe médian, et de chaque côté, un faisceau se rendant au lobe latéral et un ou deux autres faisceaux peu développés, irriguant seulement les régions du limbe situées près de l'insertion du pétiole. A notre avis, ces deux limbes sont absolument homologues, les trois lobes de la Passiflore correspondent au limbe entier d'*Adenia*, mais la lame s'est développée de façon discontinue en laissant deux encoches. Nous pensons qu'à moins qu'on apporte des arguments paléontologiques directs pour celle de Cusset, notre interprétation est plus près des faits. L'existence des glandes paginales situées comme nous l'avons rappelé pourrait peut-être se comprendre si on les considère comme terminant les télomes constitutifs de la feuille (le « métamère » de Schnell, Cusset et Quenum, 1963 et de Cusset, 1965 semble d'ailleurs comparable à un télome). Mais ces télomes seraient disposés de façon que l'ensemble de la feuille de Passiflore soit homologue de la feuille d'*Adenia* (1).

(1) Nous devons remettre à plus tard la discussion du mémoire de Cusset (1970) paru après la rédaction du nôtre.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

LES PHYLLOMES BRACTÉAUX ET FLORAUX

Comme le remarquait Glück (1919, p. 344), bien que la notion de l'homologie des appendices végétatifs et floraux soit très répandue, les études détaillées des homologies entre phyllomes de ces deux catégories sont très rares. Ce fait fournit des arguments aux quelques adversaires de la notion classique. La morphologie comparée des pièces normales et tératologiques permet pourtant de saisir souvent le détail de ces homologies.

Chapitre I

LES BRACTÉES

Les bractées sont encore faciles à comparer aux phyllomes végétatifs, et leur homologie avec ceux-ci n'a été qu'exceptionnellement contestée (Grégoire).

Nous avons déjà analysé la morphologie des bractées d'Ancolie ; nous avons vu qu'elles présentent une lame foliaire où la base est déjà différenciée et forme environ le tiers inférieur de l'organe. Les intermédiaires normaux entre bractées et feuilles végétatives nous ont montré que la nervation d'une bractée supérieure est formée du médian et de ses rameaux, les latéraux de la feuille n'existant pas. Le pétiole n'est pas différencié.

Chez *Viola odorata* L., P. Bugnon (1925 a) a vu que les bractées correspondent presque totalement à la base foliaire, la portion supérieure du phyllome étant réduite à une dent, et les stipules éventuellement à deux autres dents. On connaît ainsi divers cas de bractées vaginales et laminales. Les premières sont formées uniquement d'une base, les secondes représentent un limbe associé ou non à une base. Parfois seule la région supérieure du limbe se développe dans la bractée. Ainsi dans les écailles involucrales de *Centaurea*, l'écaille proprement dite correspond à une base, et l'appendice est l'extrémité de la portion supérieure (*Oberblatt*), ainsi que nous l'ont montré des virescences de *Centaurea pratensis* Thuill. que nous étudierons ailleurs.

De nombreux faits concernant les homologies des bractées sont exposés par Glück (1919, p. 280-341), Troll (1939, p. 1344-1373) et Müller-Hoefs (1944). Il existe très probablement, d'après les observations de ce dernier auteur, des bractées où le pétiole prend une part prépondérante, quoique Müller-Hoefs le considère alors comme une base. Ainsi chez *Valeriana officinalis* L. et *Stachys officinalis* (L.) Trev., les intermédiaires étudiés par l'auteur montrent la transformation du pétiole de la feuille en région inférieure de la bractée. La base n'est pas différenciée dans la feuille végétative, et il n'y a pas lieu de nommer ainsi le pétiole modifié de la bractée. Les mêmes observations que celles faites à propos des cataphylles pétiolaires s'appliquent ici.

Chez *Ribes sanguineum* Pursh, P. Bugnon (1928 a) a conclu que la région pétiolaire jointe à la base foliaire, forme la plus grande partie de la bractée, terminée par une région limbaire peu développée.

Le périanthe d'Aristoloche que nous avons décrit est univalent comme le pensent Lorch (1959) et Hagerup (1961), et correspond en somme à une spathe, mais celle-ci enveloppe une seule fleur portée par le même axe qu'elle. On peut en fait considérer le périanthe comme une bractée, ou un calice uni-

Source : MNHN, Paris

valent. D'après ce que nous avons dit, la partie close semble correspondre au pétiole de la feuille végétative et la coupe terminale à son limbe. On peut avec Lorch et Hagerup comparer ce périanthe à la spathe des Aracées, mais cette dernière correspond, d'après Troll (1939, p. 1367-1368), à une base. Nous avons vérifié l'univalence du périanthe de plusieurs Aristoloches exotiques (Guédés, 1969 a).

Les bractées et les sépales de quelques Éricacées

Un exemple intéressant de l'utilité de l'étude de la morphologie des bractées est fourni par les Éricacées, dont la feuille végétative est mieux comprise grâce à l'examen des bractées, et aussi des sépales.

Nous rappellerons que les pétioles de *Ginkgo* ou de *Dioscorea* et *Tamus* présentent des fausses marges très nettes, qui se prolongent légèrement dans la région du limbe où les marges vraies sont apparentes. Il est des cas, tel celui des Éricacées, où toute la région bifaciale d'un phyllome est munie de telles fausses marges, les marges vraies pouvant alors être très peu apparentes.

La feuille de nombreuses Éricacées est en apparence révolutée (enroulée vers l'extérieur). Elle possède ainsi une chambre dorsale largement ouverte (*Erica ciliaris* L., fig. XVII/4) ou ne communiquant avec l'extérieur que par une fente étroite (*Erica cinerea* L., fig. XVIf/1). La feuille des Empétracées est aussi organisée de cette façon.

L'étude du bourgeon végétatif d'*Empetrum* avait montré à Gibelli (1876) que la feuille n'est pas véritablement révolutée ; en effet le primordium est d'abord aplati, puis apparaissent des marges secondaires dorsales, tandis que les marges vraies cessent de proliférer. Ce sont les marges dorsales (fausses marges) qui produisent les parois de la chambre dorsale. Celles-ci sont donc formées par deux excroissances longitudinales de la surface dorsale de la feuille.

Mori (1883) et Ljungstroem (1882-1883) avaient montré la même chose dans le cas des *Erica*, et Gruber (1882) confirma cette façon de voir dans les deux familles. Quoique Solereder (1899, p. 544-545, 900) ait aussi accepté cette interprétation dans son Traité, elle tomba dans l'oubli, et Troll (1939, p. 1106-1109) admettait que les feuilles sont révolutées. Hagerup (1946, 1953) et Hara (1956, 1958) ont confirmé par l'étude histogénique l'interprétation des parois de la chambre dorsale en termes de fausses marges. D'après Hagerup, il existe cependant des feuilles vraiment révolutées (*Ledum, Rhododendron, Oxycoccus, Vaccinium, Kalmia, Arbutus, Andromeda*). Hara a trouvé toutefois un type intermédiaire chez *Menziesia, Tsusiophyllum, Rhododendron* et *Ledum* : « des initiales sous-épidermiques dorsales peuvent là aussi former la plus grande partie des marges révolutées, de sorte qu'il n'y a pas de différence tranchée entre les feuilles éricoïdes et révolutées à certains stades précoces de leur développement, ... les deux types se distinguent seulement par une légère différence dans leur mode de développement ultérieur » (Hara, 1956).

Leinfellner (1959) a accepté l'interprétation d'Hagerup pour les Éricacées et montré que les feuilles révolutées en apparence des Frankéniacées sont organisées de la même façon que celles des Éricacées à fausses marges.

Hagerup (1946) avait déjà remarqué que les écailles de bourgeon d'*Empetrum nigrum* L. sont des lames munies d'une rainure dorsale, qui correspond à la chambre dorsale de la feuille végétative. Ce ne sont donc pas les marges de cette chambre qui forment la lame de l'écaille, mais les marges que l'ontogénie montre être les marges vraies de la feuille. L'étude des bractées et des sépales, déjà ébauchée par Leinfellner (1959), va nous conduire au même résultat en ce qui concerne les Éricacées.

Chez *Erica ciliaris* (fig. XVfl/4-7), la feuille végétative possède une chambre dorsale très largement ouverte, il semble que les bords de la feuille soient révolutés (fig. XVII/4). Les bractées sont peu différentes des feuilles, mais la région sous-jacente à la chambre ventrale est relativement plus développée. Une préfeuille (XVIf/6) montre une chambre dorsale plus réduite. Les bords de celle-ci sont peu proéminents. La région inférieure de ces phyllomes forme une lame plane dont les bords ne sont pas en continuité avec ceux de la chambre, mais avec la ligne de repli apparent du limbe. Le phénomène est encore plus net dans un sépale (XVII/7), la chambre dorsale apparaît comme limitée par deux protubérances dorsales de la lame de l'appendice.

Source : MNHN, Paris

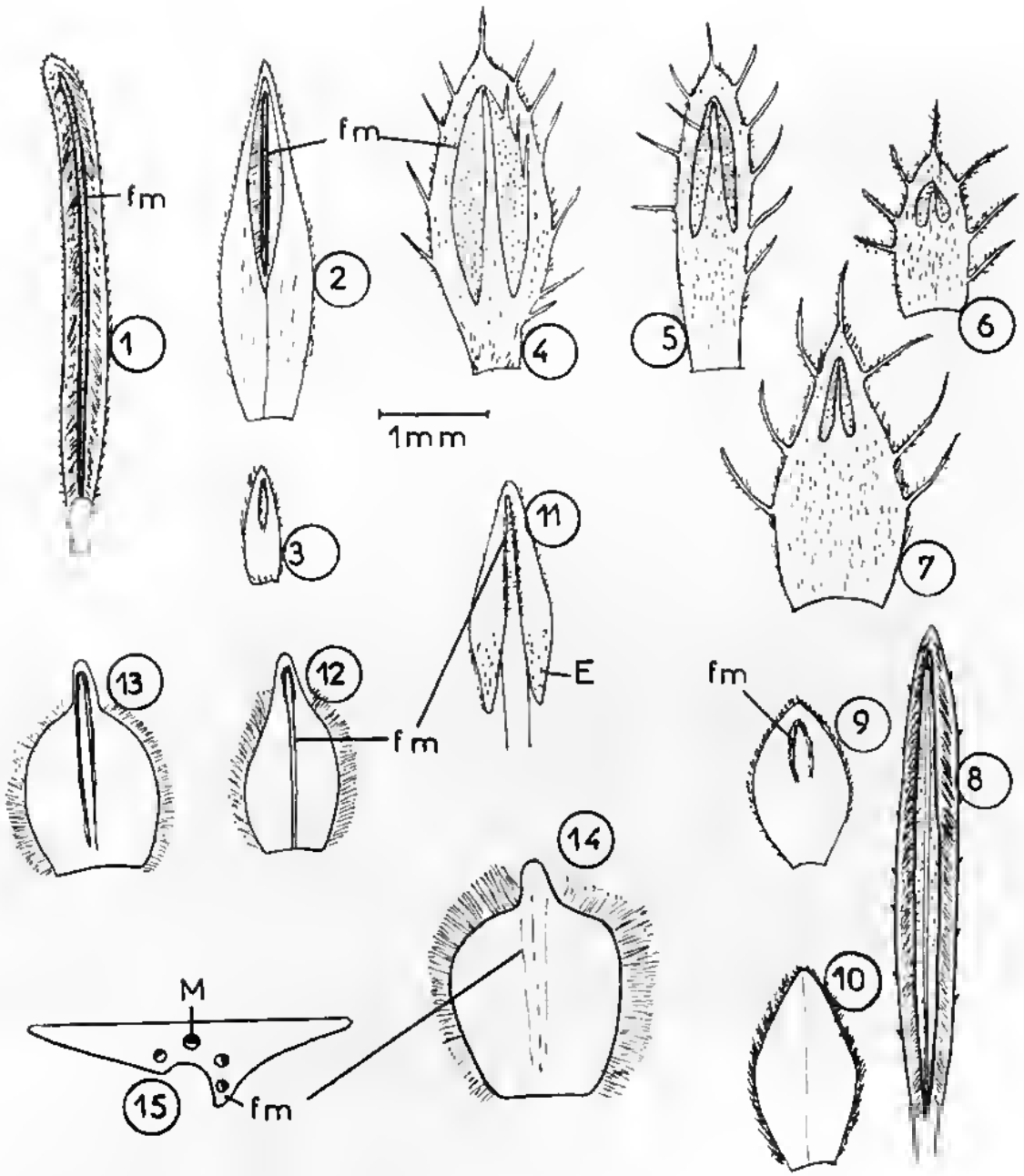


Fig. XVII. — *1-3. Erica cinerea.* — *1.* Feuille végétative, vue dorsale.

2. Sépale, vue dorsale.

3. Bractée, vue dorsale. Existence d'une chambre dorsale dans les trois cas. Ses marges sont sans rapport avec celles du phyllome en *2-3.*

4-7. Erica ciliaris. — *4.* Feuille végétative. Vue dorsale.

5. Bractée, vue dorsale.

6. Préfeuille, vue dorsale.

7. Sépale, vue dorsale. Dans les trois derniers phyllomes, chambre dorsale réduite, ses marges étant sans rapport avec celles de la pièce.

8-10. Erica vagans. — *8.* Feuille végétative, vue dorsale.

9. Sépale, vue dorsale. Ouverture de la chambre dorsale.

10. Bractée. Plus de trace de la chambre dorsale.

11-14. Calluna vulgaris. — *11.* Feuille végétative, vue dorsale.

12-13. Bractées (*Zwischenblätter*) d'une fleur n'en possédant que trois paires. Plus d'éperons, chambre dorsale des seconde et troisième paires de bractées (figurées ici) réduite, ses marges ne sont pas en continuité avec celles de la bractée.

14. Bractée de la quatrième paire d'une fleur en possédant cinq paires.

15. Schéma de la morphologie d'une feuille et d'un sépale d'Éricacée. La feuille (à droite) possède une chambre dorsale limitée par de fausses marges qui sont cependant vascularisées. Ces fausses marges diminuent d'importance dans le sépale (à gauche).

Source : MNHN, Paris

Chez *Erica vagans* L. (fig. XVII/8), la chambre dorsale de la feuille végétative est encore ouverte mais relativement beaucoup moins que dans le cas précédent. Les angles de « reploiement » de la feuille sont très aigus. Au contraire le sépale (fig. XVII/9) est une lame ovoïde munie d'une chambre dorsale dont les bords, loin d'être en continuité avec ceux du phyllome, en sont bien plus éloignés que chez *E. ciliaris*. Les sépales sont d'ailleurs soudés à leur base en un très court tube. La préfeuille de la fleur (XVII/10) ne montre plus de chambre dorsale : les marges secondaires ne se développent plus.

Chez *Erica cinerea* (fig. XVII/1), la chambre dorsale n'est ouverte que par une fente étroite, dans la feuille végétative. Il en est de même dans le sépale (XVII/2), mais cette chambre est alors située sur une lame membraneuse dont les bords sont en continuité avec les marges vraies de la feuille dans l'interprétation d'Hagerup, et nullement avec celles de la chambre dorsale. Dans la bractée et la préfeuille, la chambre ventrale est plus réduite et plus largement ouverte (XVII/3), ses rapports avec la lame sont les mêmes que dans le sépale.

Chez *Calluna vulgaris* Salisb. enfin, la feuille possède deux éperons basaux (fig. XVII/11) et une chambre dorsale assez largement ouverte. Les bractées sont organisées de la même façon, mais les éperons se raccourcissent dans les deux préfeuilles proprement dites et dans les pièces intermédiaires (*Zwischenblätter*) qui les suivent le plus souvent sur le pédoncule floral (Eichler, 1875, p. 340 ; Beijerinck, 1940 ; Steinemann, 1947). Il y en avait de deux à cinq verticilles dimères dans les cas examinés. Les éperons ont totalement disparu dans les deux dernières paires, précédant les sépales pétaloïdes, dont la région inférieure est très élargie. Les pièces de l'avant-dernière paire de bractées (XVII/12) montrent encore une chambre dorsale, mais dont les marges n'ont rien à voir avec celles de la lame foliaire proprement dite. Dans les bractées de la dernière paire, les marges de la chambre dorsale s'estompent vers le bas (XVII/13). Lorsqu'il y a cinq paires de bractées intermédiaires, celles de l'avant-dernière paire sont organisées comme celles de la dernière dans les autres cas (XVII/14). Les bractées de la dernière paire ne montrent alors plus que des restes insignifiants des côtes délimitant la chambre dorsale.

Ainsi dans les bractées, et les sépales que nous avons dû considérer par anticipation, on n'observe pas de « déroulement » de la lame foliaire, comme on s'y attendrait si la feuille était révolutée, mais un développement de moins en moins marqué des fausses marges délimitant la chambre dorsale, ce qui semble confirmer l'interprétation de Mori-Gibelli-Hagerup.

Dans ces cas, les bractées et sépales comportent une région homologue du limbe foliaire, si l'on admet que l'aptitude à former une chambre dorsale la caractérise, mais chez les trois *Erica* étudiés, la région inférieure de la feuille (pétiole) est relativement bien plus développée dans les bractées et les sépales que dans la feuille.

Fig. XVIII. — *Zebrina pendula*. — *1*. Rameau axillaire dont la préfeuille et la primefeuille ne sont pas séparées par un entre-nœud.

2-3. Préfeuille d'un rameau axillaire. Vue dorsale et ventrale.

4-5. Primefeuille suivant la préfeuille, vue latérale et ventrale.

6. Première feuille suivant la primefeuille dans un cas tel celui figuré en *1*. Limbe peu développé.

7. Première feuille dans le cas habituel, où la préfeuillle et la primefeuille sont séparées par un entre-nœud. Base du limbe seule figurée.

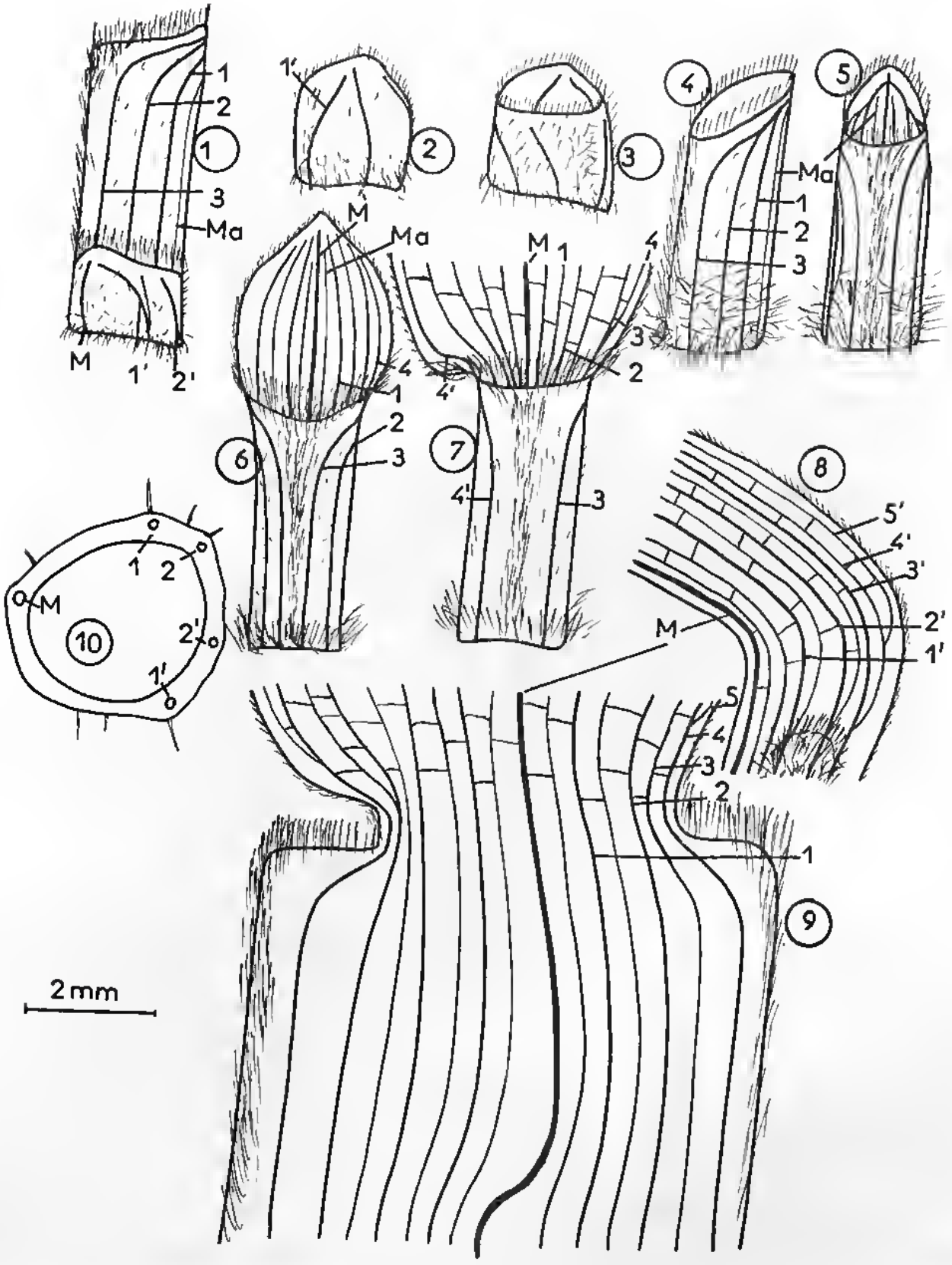
8. Bractée inflorescentielle, vue latérale.

9. Feuille végétative, gaine fendue longitudinalement et ouverte, et base du limbe. Vue dorsale. Noter le détour du faisceau médian à l'endroit du passage du rameau axillaire.

10. Coupe transversale dans une préfeuille.

L'ensemble des phyllomes représentés correspond clairement au même plan de plus en plus compliqué par l'adjonction de faisceaux distaux et intermédiaires.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

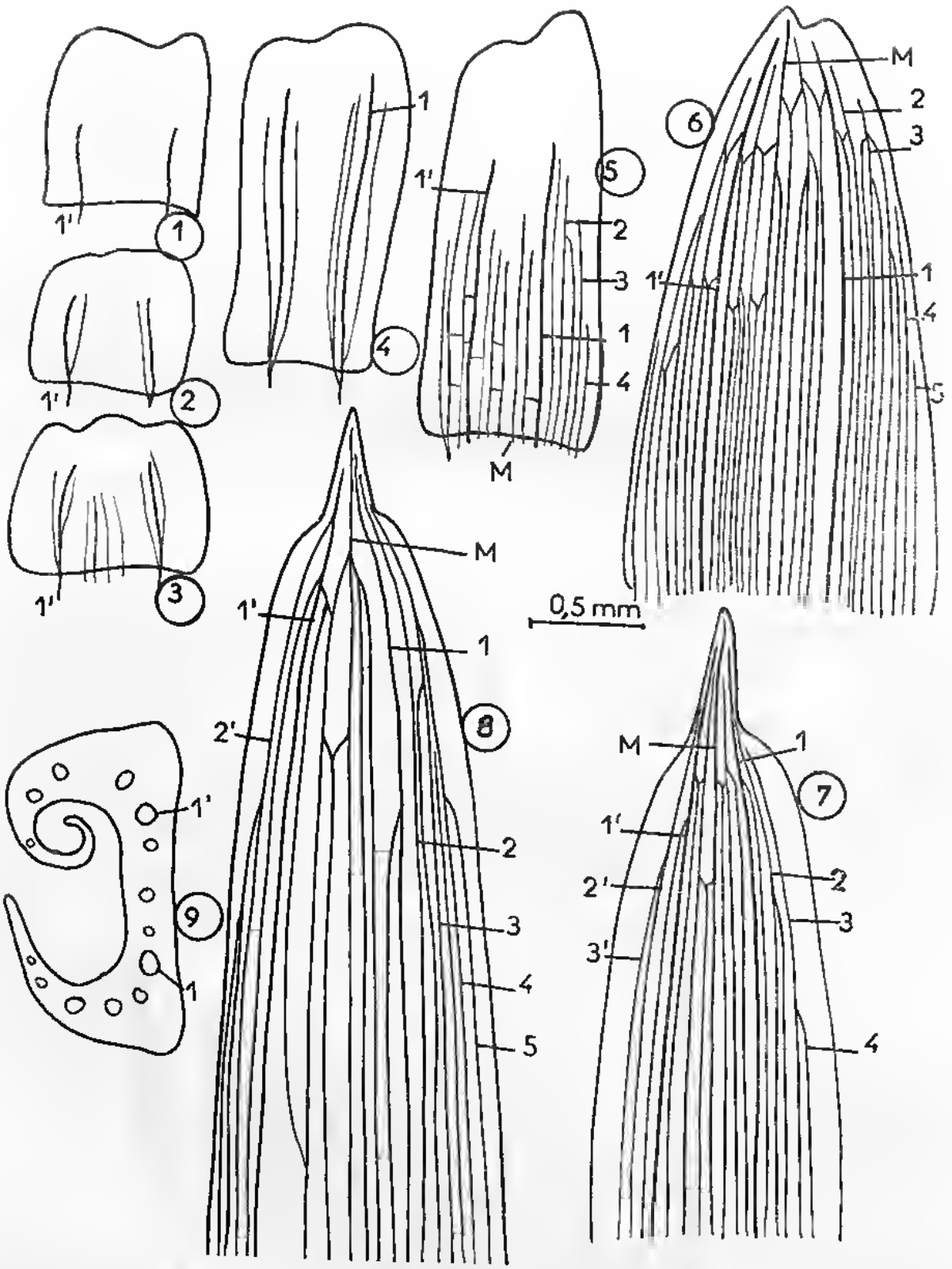


Fig. XIX. — *Juncus lampocarpus*. — Préfeuilles normales et foliacées (ces dernières prises dans des plantes prolifères). *1-3*. Préfeuilles normales, étalées. Deux faisceaux principaux ramifiés, petits faisceaux entre ceux-ci, éventuellement.

4-8. Préfeuilles foliacées. Les deux faisceaux de la préfeuille normale deviennent les faisceaux *1* et *1'* d'une feuille à la gaine de laquelle correspond la préfeuille. Le médian est d'abord indistinct (*5*) puis devient le faisceau le plus long (*6-8*). Le limbe ne forme qu'une petite pointe bifaciale. Des faisceaux distaux *2*, *3*, *4*, *5* se développent latéralement.

9. Coupe transversale d'une préfeuille foliacée. Faisceaux *1* et *1'* au niveau des carènes. Préfeuille univalente de type *Ornithogalum*.

Source : MNHN, Paris

Chapitre II

LES PHYLLOMES FLORAUX. LES SÉPALES

Mis à part les observations de Clos (1856, 1859, 1866, 1877, 1878, 1880, 1884, 1900), souvent sujettes à caution (critique dans Glück, 1919, p. 345-346), on dispose principalement du gros ouvrage de Glück (1919) en ce qui concerne la recherche des homologies entre phyllomes végétatifs et floraux. Ce livre est une mine de renseignements et doit être toujours consulté, malheureusement (voir Guédès, 1965 g), l'auteur s'est fondé dans beaucoup de cas sur la comparaison de phyllomes trop différents entre eux pour que ses conclusions soient sûres. Nous avons cité en exemple (*loc. cit.*) son étude des sépales de Convolvulacées, mais beaucoup d'autres pourraient être analysés. Ainsi, de la comparaison entre une feuille végétative d'*Ononis viscosa* L. et le calice de cette plante (p. 430-431), il pense pouvoir déduire que les dents des sépales correspondent à l'union des deux stipules de la feuille. Il en serait de même pour *Trifolium cyathiferum* Lindl., où la ressemblance de la nervation et de la consistance des stipules et du calice lui suggère que celui-ci correspond à cinq paires de stipules unies.

Or nous allons voir que la transformation directe du calice en un verticille de feuilles montre, dans le cas du *Trifolium repens* L., que le tube du calice est formé par les bases des sépales, et les dents par leurs portions supérieures (*Oberblätter*), dont le pétiole n'est pas différencié. Les stipules n'ont aucune part dans la formation du calice.

Une interprétation très comparable est d'ailleurs acceptée par Glück (p. 411-412) pour le calice des Labiées, dont il pense, probablement à juste titre, que la partie tubulaire représente l'union des pétioles ou des bases foliaires, et les dents représentent les limbes. Dans ce cas, il n'a pas été abusé par la présence de stipules. Or la morphologie du calice des Labiées est fondamentalement du même type que celle du calice des Papilionacées, mais Glück est amené à séparer tout à fait les deux formations.

1. Les sépales de *Trifolium repens* L.

L'étude de fleurs phyllodiques probablement d'origine virale (1) nous a permis (Guédès, 1967 a) de définir les homologies des sépales. Le calice normal est formé d'un tube terminé par cinq dents (fig. XXX/1) dont les deux postérieures sont plus grandes et moins profondément séparées. Les trois autres sont de taille légèrement inégale, la plus petite étant antérieure. Nous avons numéroté les sépales suivant un ordre quinconcial supposé, comme celui qu'envisage Eichler (1878, p. 517), en notant 1 le sépale antérieur, le premier apparu (les autres apparaissent par paires de bas en haut). La lèvre supérieure est donc formée par les sépales 2 et 5.

Le tube du calice possède dix faisceaux dont cinq sont les médians des sépales, et se rendent à la pointe des dents ; les cinq autres sont situés sous les sinus, et se divisent en deux en arrivant au niveau de ceux-ci, chaque moitié passe le long d'une marge d'une dent, et peut s'anastomoser au médian du sépale correspondant. Ces cinq faisceaux correspondent chacun à l'union des latéraux de deux sépales adjacents. Nous les nommons synlatéraux. Ces faisceaux sont unis aux médians dans le réceptacle, d'une façon particulière (Guédès, 1967 a ; ici, fig. XXXII/4-8). Le tube du calice, sauf les nervures, et les marges des sépales sont membraneux. Au cours de la foliarisation (fig. XXX/2-7, XXXI/1-4), les dents inférieures 1 et 3 ou 1, 3 et 4 sont dans l'ensemble en retard par rapport aux supérieures. L'inverse peut parfois se produire (cas de la dent 1, fig. XXXI/3).

(1) On sait que les parasites en cause sont en fait des organismes procaryotes très simples, du type mycoplasme.

Source : MNHN, Paris

Les sépales foliarisés deviennent plus volumineux et acquièrent des dents marginales. Leurs faisceaux se ramifient, surtout les médians. On obtient d'abord (fig. XXX/2, sépales 2, 4, 5) des « folioles » grossièrement rectangulaires et munies de trois faisceaux principaux. Dans des piéces plus modifiées, la région inférieure de ces folioles est étranglée (XXX/5, sép. 1) et allongée en un pétiole, tandis que les faisceaux latéraux ne pénétrent plus dans la partie située au-dessus de celui-ci (XXX/4, sép. 3-4 ; 5, sép. 3-4). Cette partie supérieure est alors irriguée par des rameaux du seul faisceau médian, et commence à prendre la forme d'une foliole normale de Tréfle. Elle est séparée du pétiole par une partie plus étroite, qui est son pétiolule. Il arrive (XXX/4, sép. 4), qu'un latéral, ayant atteint le haut du pétiole, s'incurve vers le médian puis passe dans la région inférieure de la foliole terminale. Mais le plus souvent, les deux latéraux s'unissent au médian en haut du pétiole.

Il est remarquable que les sépales 2 et 5 forment un pétiole, mais leurs deux pétioles restent unis (fig. XXX/4-7).

Le tube du calice n'est pas modifié dans des fleurs à dents sépalaires ainsi transformées, mais au niveau des sinus séparant les pétioles existent des écailles membraneuses (XXX/4-5) qui sont des stipules, et dans certaines fleurs sont vascularisées aux dépens des latéraux des sépales. En XXX/5, les pétioles des sépales 1, 3 et 4 sont unis entre eux comme ceux des sépales 2 et 5.

Nous avons conclu (Guédès, 1967 a) que les dents du sépale correspondent à la portion supérieure (*Oberblatt*) de la feuille végétative, le pétiole étant peu ou pas développé, sauf pour les sépales 2 et 5 où il semble correspondre à la partie unie des deux dents dominant le niveau des autres sinus. Cette partie se développe en un pétiole net lorsque la foliarisation est très avancée (XXX/4).

Dans des fleurs encore plus phyllodiques, les pétioles des sépales 2 et 5 sont séparés (XXXI/1-2) et les limbes sépalaires acquièrent des folioles latérales, et deviennent alors des feuilles trifoliolées. Ces folioles sont ou bien étroites, ou bien de forme subnormale (XXXI/2, sép. 5). Les folioles sont irriguées par un faisceau longitudinal qui s'insère en apparence du moins sur le coude que fait le latéral pétiolaire pour s'anastomoser au médian. En fait, nous verrons en étudiant la foliarisation du carpelle qu'il paraît plus normal de penser que les latéraux pétiolaires se prolongent dans les folioles latérales et sont anastomosés au médian au moment de leur détour.

Les écailles stipulaires sont plus développées dans des fleurs ainsi modifiées, et reçoivent de petits faisceaux des latéraux sépalaires. Il est fréquent que les écailles de plusieurs sépales soient unies entre elles en une lame continue transverse (XXXI/2) et aussi qu'elles remontent en une membrane tout le long d'un côté du pétiole (XXX/6, sép. 5 ; 7, sép. 1 ; XXXI/1, sép. 5) ou des deux côtés en forme de V renversé (XXXI/2, sép. 5).

Comme nous l'avons dit, la feuille végétative possède un pétiole unifacial ; nous avons pensé (Guédès, 1967 a) que l'existence de stipules en V renversé est l'indice d'une zone transverse ainsi conformée, ce qui serait dû à une localisation un peu atypique de la zone de croissance intercalaire qui produit le pétiole. Celle-ci serait « à cheval » sur la zone transverse. Troll (1939, p. 1202) a aussi envisagé ce processus pour expliquer la morphologie de certaines feuilles végétatives dont les marges confluent dans la région supérieure du pétiole. Chez le Tréfle, l'espace compris du côté ventral entre les deux marges membraneuses du V a un épiderme muni d'une cuticule non plissée, comme la face morphologiquement ventrale de la feuille.

Nous n'avons pas trouvé de sépales foliarisés totalement séparés les uns des autres, toutefois, il arrive (fig. XXX/6) que les deux faisceaux latéraux des sépales adjacents soient séparés sur toute la hauteur du tube du calice.

Chaque dent du calice reçoit les trois faisceaux fondamentaux du sépale ; elle correspond à notre avis à l'ensemble des trois folioles de la feuille végétative. Dans cette dernière en effet, le faisceau médian se rend à la foliole médiane, les latéraux aux folioles latérales, comme les sépales trifoliolés étudiés ci-dessus.

2. Les sépales de *Convolvulus arvensis* L.

Nous avons étudié (Guédès, 1964 c) la foliarisation des sépales dans des *Convolvulus* probablement parasités par un « virus » du groupe de ceux des jaunisses. Plantefol (1965) a précisé certaines interprétations de nos observations, que nous résumons ici.

Source : MNHN, Paris

Le sépale normal (fig. XXIX/1) possède trois traces vaseulaires, la médiane se prolonge en un faisceau médian peu ou pas ramifié, les latérales en deux systèmes de faisceaux où l'on peut reconnaître généralement quatre faisceaux longitudinaux principaux. A travers les étapes de la foliarisation, il apparaît de petites oreillettes dans la région moyenne de la lame (XXIX/2). Dans les sépales fortement foliarisés, la lame devient étroite, sa région située sous les oreillettes prend les caractères d'un pétiole. Mais celui-ci est d'abord muni de trois ou quatre faisceaux longitudinaux de part et d'autre du médian (XXIX/2-3). Les oreillettes ne sont pas vascularisées dans les sépales peu foliarisés ; dans les autres elles sont irriguées par un rameau du faisceau 3 ou 3′, par le faisceau 3 ou 3′ lui-même, par des ramcaux des faisceaux 2 ou 2′ (XXIX/9) ou par le faisceau 2 ou 2′ lui-même, auxquels s'ajoutent des rameaux des faisceaux 1 ou 1′ (XXIX/6). Le médian est de plus en plus ramifié dans le limbe. Le pétiole, de plus en plus étroit, ne reçoit plus dans une pièce très phyllodique, qu'un seul faisceau latéral (XXIX/7) émettant un rameau dans les oreillettes, ou y passant tout entier (XXIX/10, à gauche, XXIX/12). Dans ce dernier cas, le limbe est irrigué presque totalement par des rameaux du faisceau médian, dont deux inférieurs sont les plus forts (XXIX/12). Ainsi est atteinte la disposition de la feuille végétative.

Par conséquent, la lame sépalaire semble bien correspondre à l'ensemble du pétiole et du limbe de la feuille végétative. A part P. Bugnon, on a négligé jusqu'à maintenant la possibilité pour une région homologue du pétiole d'être incorporée sous forme laminaire dans un autre phyllome. Nous en retrouverons pourtant d'autres exemples. De plus (Plantefol, 1965), la lame foliaire du limbe correspond presque totalement à la région du sépale située de part et d'autre du faisceau médian entre lui-même et les faisceaux 1 et 1′, et déployée en éventail par rapport à ce qu'elle est dans un sépale. Au niveau du pétiole, la lame foliaire correspond au tissu délimité par les faisceaux 2 et 2′, les régions distales aux faisceaux 1 et 1′ sont réduites dans le limbe aux étroites bandes tissulaires situées dans les oreillettes en dessous des faisceaux 1 et 1′.

3. Les sépales d'*Aquilegia vulgaris* L.

Tandis que dans les bractées supérieures de cette plante, nous avons indiqué l'absence des faisceaux latéraux 1 et 1′, ceux-ci réapparaissent dans le sépale (fig. XXXIV/1) et possèdent de plus deux forts rameaux 2 et 2′. Fréquemment mais non toujours, les faisceaux 1 et 1′ émettent vers l'intérieur, dans l'espace compris entre eux et le médian un fort rameau qui monte jusqu'au sommet de l'organe. Nous retrouverons ce faisceau dans le carpelle.

Malheureusement, en l'absence d'intermédiaires entre feuille et sépale, nous ignorons quelle est la part de la base, du limbe et du rachis dans la formation de la lame sépalaire. Il est possible que le fort faisceau intermédiaire émis par les faisceaux 1 ou 1′ du côté du médian corresponde à celui que nous avons trouvé dans la feuille et qui irriguait les lobes latéraux de la foliole terminale.

***

Les sépales correspondent peut-être souvent à des bases foliaires. Arber (1925, p. 115-116) pensait que le mucron qui termine le sépale de *Passiflora* ou de *Clematis* représente un pétiole vestigial. Baum (1950) a repris cet argument en signalant que lorsque le mucron unifacial se trouve décalé du côté dorsal de la pointe du sépale, cela signifie qu'une zone transverse a proliféré, et par conséquent il ne peut s'agir que de la zone transverse séparant la base du pétiole. Ce fait est commun chez les sépales qui seraient donc souvent des bases. En fait la zone transverse délimitant à sa région inférieure le mucron unifacial (*Vorlaüferspitze*) d'un *limbe* peut aussi proliférer, c'est ainsi d'ailleurs que se forme l'opercule de l'urne de *Nepenthes* (Troll, 1932 ; 1939, p. 1897).

Ainsi un sépale muni d'un mucron terminal ne peut être homologué sûrement à une base. En particulier, le sépale des *Quamoclit* (Convolvulacées) possède un fort mucron, mais après ce que nous avons dit du sépale de *Convolvulus*, nous pensons qu'il pourrait parfaitement correspondre à l'ensemble du pétiole et du limbe, le mucron marquant la pointe du limbe. Des mucrons terminaux existent aussi dans les pétales de diverses fleurs (Cucurbitacées, Convolvulacées, Baum, 1951), et en particulier

Source : MNHN, Paris

chez les *Quamoclit* (LEINFELLNER, 1955). D'aprés LEINFELLNER (1952 b), les mucrons des sépales des Mésembryanthémacées correspondent au mucron terminal du limbe foliaire, incorporé dans la lame du sépale. Il en est de même des sépales d'*Alocasia macrorhiza* SCHOTT (Aracées) et de *Polygala myrtifolia* L. (LEINFELLNER, 1952 a). D'un autre côté, il arrive qu'on puisse voir au milieu du mucron une ébauche bifaciale du limbe foliaire ; la lame sépalaire correspond bien alors à la base seule (cas de *Gardenia florida* L., BAUM-LEINFELLNER, 1953).

Il est certain que la morphologie normale est souvent insuffisante pour résoudre ces problèmes. L'examen de séries d'intermédiaires tératologiques sera alors indispensable.

En se fondant sur l'étude de la nervation des appendices intermédiaires normaux, P. BUGNON (1928 a) concluait quant à lui que le sépale de *Ribes sanguineum* comporte une région homologue de la base, peu développée, une région médiane importante correspondant au pétiole, et une région limbaire terminale.

Il faut rappeler aussi l'existence des sépales hypopeltés de *Viola arvensis* MURR. et *mirabilis* L. (JAEGER, 1963 b), qui semblent bien être formés par le limbe foliaire, si l'on admet avec JAEGER que l'existence d'une zone transverse dorsale proliférant vers le haut indique la limite inférieure de celui-ci.

Les homologies « en largeur » précisées ici dans deux cas seront intéressantes à étudier ailleurs. Tandis que dans le sépale de *Convolvulus*, plusieurs faisceaux principaux existent de chaque côté du médian tandis qu'ils manquent dans la feuille végétative, les trois faisceaux principaux de la feuille de Trèfle se retrouvent dans le sépale du Trèfle ; il en est sans doute de même de l'Ancolie. Dans le dernier cas, les régions latérales se perdent au niveau des bractées, qui ne sont irriguées que par le faisceau médian et ses rameaux.

4. LES PIÈCES PÉRIANTHAIRES DE LA TULIPE

Nous traitons des appendices périanthaires des Liliacées á propos des sépales. On a beaucoup discuté la question de savoir si ces *tépales* doivent être considérés comme des sépales ou des pétales. LEINFELLNER (1963) a donné une revue bibliographique de cette question. En fait la création par DE CANDOLLE (1827, 1, p. 503) du terme de tépale était justifiée car ces phyllomes ont d'une part une vascularisation qui comme nous allons le voir peut se rapprocher nettement de celle de la feuille, et de plus, ils ne montrent pas dans leur développement d'arrêt précoce comme les vrais pétales, et naissent successivement, la première pièce du verticille externe étant la pièce impaire, et la première du verticille interne lui étant opposée (PAYER, 1857, p. 648). Ces caractères les rapprochent des sépales des plantes à périanthe différencié en calice et corolle. Mais d'autre part il est fréquent que les pièces périanthaires internes et externes présentent une organisation diplophylle à lame antérieure réduite et diversement modifiée, et en rapport avec la fonction nectarifére (LEINFELLNER, 1963 et travaux antérieurs cités là). LEINFELLNER les considère par conséquent comme « d'origine staminale », donc à assimiler à des pétales. En fait ces pièces ne sont ni de vrais pétales ni de vrais sépales, mais ont des caractéres mixtes (1).

Chez *Tulipa gesneriana* L., les tépales internes présentent surtout dorsalement une zone elliptique située de part et d'autre du faisceau médian et qu'on peut nommer la *vitta* (LEVIER, 1884). Cette région à coloration plus claire peut être mal différenciée dans les formes cultivées. Elle est peu apparente dans les tépales externes dont l'organisation est pourtant similaire.

La *vitta* est limitée par deux faisceaux latéraux, insérés sur l'axe floral comme le médian, vers lequel ils convergent au sommet. De nombreux faisceaux intermédiaires, certains longitudinaux, d'autres obliques, se trouvent entre le médian et chaque latéral, mais aucun ne s'insére sur l'axe. Distalement à chaque latéral existent trois faisceaux principaux, d'abord longitudinaux puis écartés en éventail. Ces faisceaux sont insérés les uns sur les autres, le plus interne étant inséré sur le latéral limitant la *vitta* (fig. VII/1, à droite), ou bien le plus interne (2) s'insère séparément sur l'axe (*id.*, à

(1) Il peut exister des pétales typiques qui comme les sépales ne montrent pas de temps d'arrêt dans leur développement. C'est le cas de ceux de *Deutzia*, *Philadelphus* et *Deinanthe*, ceux d'autres Saxifragacées étant du type habituel (GELIUS, 1967).

Source : MNHN, Paris

gauche). Ces faisceaux sont un peu difficiles à déceler parce que masqués par les très nombreux faisceaux secondaires qui les unissent.

Comme nous l'avons vu (Guédès, 1965 g), l'existence d'intermédiaires entre tépales et feuilles caulinaires (fig. VII/2) permet de montrer que les faisceaux latéraux de la *vitta* correspondent aux faisceaux 1 et 1′ de la feuille, certains faisceaux intermédiaires entre le médian et chaque latéral s'insérant toutefois sur l'axe, dans le cas de la feuille et non dans celui du tépale. Les latéraux du tépale distaux à celui qui limite la *vitta* correspondent aux faisceaux 2, 3, 4 — 2′, 3′, 4′ de la feuille, mais ceux de la feuille s'insèrent tous sur la tige, et convergent en haut avec le médian. Dans les phyllomes de morphologie intermédiaire, les faisceaux 1 et 2 par exemple convergent vers le médian, les autres faisceaux latéraux divergeant encore comme dans un tépale (fig. VII/2). Des faisceaux intermédiaires longitudinaux situés entre les latéraux s'insèrent sur l'axe dans le cas de la feuille.

La feuille acquiert aussi un mucron terminal, qui dans les formes intermédiaires n'est pas encore unifacial.

Il n'y a aucune raison d'admettre qu'une région terminale n'existant pas dans la feuille existe dans le tépale, comme on pourrait s'y attendre si la feuille n'était qu'une base. En effet, la lame du tépale correspond comme on le verra en grande partie à l'anthère de l'étamine, qui par sa structure diplophylle est assimilable à un limbe. En largeur, la feuille de Tulipe comporte simplement quelques faisceaux latéraux supplémentaires. Par ailleurs, la croissance est répartie de façon différente, la croissance en longueur prédomine sur la croissance en largeur, qui est assez active dans la région moyenne du limbe, mais non à son sommet, aussi les faisceaux longitudinaux ne s'écartent-ils pas en éventail comme dans le tépale.

Au total, les homologies sont très faciles à étudier et très claires dans ce cas.

Source : MNHN, Paris

Chapitre III

LES PÉTALES

Les pétales forment les parties colorées voyantes de la fleur. Ils se développent très généralement simultanément, et quoique précédant les étamines dans leur initiation, ils s'arrêtent très tôt dans leur croissance, de sorte qu'ils sont plus petits que ces dernières dans le bouton. Peu avant l'anthèse seulement ils croissent rapidement pour prendre leur taille définitive (Payer, 1857, p. 713). Ils reçoivent très généralement un seul faisceau de la stèle florale, tandis que les sépales en reçoivent trois en général. Ces caractères permettent de rapporter aux pétales ou aux sépales certains phyllomes que la morphologie externe ne permettrait pas de classer, en particulier chez les Polycarpiques (Hiepko, 1965). Mais il peut y avoir discordance entre les données ontogéniques (arrêt de développement) et anatomiques (existence de trois traces), de sorte que la notion de tépale semble à utiliser aussi chez les Dicotylédones. Comme nous l'avons vu, le rapprochement entre pétales et étamine est très classique, mais il serait dangereux de vouloir faire dériver phylogéniquement d'une façon générale les pétales et étamines. Aussi Hiepko (1965) envisage-t-il plutôt l'existence de stades ancestraux où les fleurs étaient munies d'appendices périanthaires nombreux de morphologie variant progressivement entre celle des bractées et celle des étamines. Dans ces conditions l'existence de tépales, de morphologie encore indécise, est facile à comprendre.

Les pétales possèdent fréquemment un onglet et un limbe bien distinct (Capparidacées, Crucifères, Lythracées). L'onglet a été considéré très normalement comme correspondant au pétiole de la feuille végétative, et le limbe au limbe de celle-ci. Le pétale semble donc formé par la portion supérieure (*Oberblatt*) du phyllome (voir Baum, 1950). Il arrive que le limbe du pétale soit découpé (*Dryopetalum*, *Schizopetalum*, Crucifères dont la feuille est également découpée ; voir Glück, 1919, p. 447-448).

Les pétales possèdent fréquemment des appendices ventraux (« ligules », « stipules », « paracorolle ») éventuellement en relation avec la formation de nectaires. Ces appendices ont souvent pu être mis en rapport avec une morphologie peltée (par exemple : Baum, 1950 ; 1952 a et b ; Leinfellner, 1954, 1958, 1959, 1960, 1963, et travaux cités dans ce dernier travail en ce qui concerne les Monocotylédones). Mais cette interprétation n'est pas valable dans tous les cas.

Les intermédiaires entre pétale et feuille végétative sont assez rares, tant au naturel que parmi les morphoses expérimentales (voir Gavaudan, 1959 ; Dupuy, 1963 ; Guédès, 1967 a). Il n'est donc pas facile d'étudier directement les homologies entre ces deux types de phyllomes. Les intermédiaires très communs entre pétales et étamines au contraire sont très utiles pour comprendre la morphologie peltée-diplophylle dans les deux cas.

1. Les pétales de deux Convolvulacées

a. *Convolvulus arvensis*

Les *Convolvulus arvensis* qui nous ont permis d'étudier les homologies des sépales ne nous ont pas fourni beaucoup de données concernant la corolle. Celle-ci est parfois « dialysée » en cinq pièces plus ou moins complètement séparées. Ces pièces n'acquièrent pas la forme de feuilles parfaites mais (fig. XXIX/12) montrent pourtant des ébauches d'oreillettes. La nervation du secteur du tube de la corolle normale correspondant à un pétale (Grélot, 1898 ; Guédès, 1964 c) comprend un faisceau médian et trois faisceaux principaux latéraux de part et d'autre de celui-ci. Dans le pétale légèrement

Source : MNHN, Paris

foliarisé (fig. XXIX/11) seuls subsistent les faisceaux latéraux 1 et 1′ ; les oreillettes sont vascularisées par des rameaux de 1 et 1′ correspondant probablement aux faisceaux 2 et 2′, maintenant très courts. Cette morphologie est voisine de celle du sépale figuré en XXIX/7, mais les régions latérales du limbe sont encore pétaloïdes. On peut penser que le pétale comporte lui aussi une région homologue du pétiole foliaire et une autre correspondant au limbe ; les deux sont fondues en une seule lame.

b. *Merremia angustifolia* Hall

Nous avons observé chez *Merremia angustifolia* une transformation comparable (fig. XXIV/3-6). Chaque secteur de la corolle correspondant à un pétale comprend un faisceau médian et deux (ou parfois trois) faisceaux latéraux. Les pétales sont progressivement isolés par « dialyse » de la corolle (XXIV/3), puis lorsque les échancrures sont profondes, des ébauches d'oreillettes apparaissent non loin de la base de celles-ci, et délimitent le limbe de la feuille pétalaire. Ce dernier prend ensuite une forme longuement triangulaire comme dans la feuille végétative, tandis que les oreillettes forment deux ou trois dents. Le pétale tend alors à prendre la consistance d'une feuille végétative (XXIV/5). En XXIV/6, la vascularisation, à gauche, est très voisine de celle d'une feuille, tandis qu'à droite elle en diffère parce que le faisceau 2 s'insère en bas du pétiole et non en bas du limbe.

2. Les pétales d'Ancolie

La morphologie du pétale d'Ancolie est modifiée par la transformation du pétale presque entier en un éperon. La vascularisation du pétale normale a été bien étudiée par Tepfer (1953) chez *Aquilegia formosa* Fisch. var. *truncata* (F. et M.) Backer, et les faits sont les mêmes pour *A. vulgaris*. Le médian pénètre dans l'éperon, descend jusqu'à sa pointe, puis remonte dans sa paroi supérieure (externe).

Dans les fleurs virescentes (fig. XXXIV/2-3), le pétale déjà fortement modifié tend à acquérir nettement la forme d'une lame plane simplement bombée en arrière (XXXIV/2, vue de profil) ; un pétale devenu verdâtre et sépaloïde de (XXXIV/3) a la forme d'une lame plane, tout à fait comparable à un sépale, mais à insertion unifasciculée.

La forme spéciale du pétale normal est sans doute due à une forte croissance intercalaire de la région entourant le faisceau médian (Tepfer, 1953) ; cette croissance ne se produit plus en cas de virescence du pétale.

Le pétale virescent sépaloïde (XXXIV/3) possède deux ou trois faisceaux latéraux insérés chacun sur celui situé plus près du médian, et les faisceaux 1 et 1′ émettent souvent vers l'intérieur deux forts rameaux déjà remarqués dans le sépale.

Malheureusement nous n'avons pas trouvé là non plus de transformation en feuille végétative pour préciser les homologies.

3. Les pétales de *Trifolium repens* L.

Là aussi (Guédès, 1967 a) les transformations phyllodiques n'atteignent pas la corolle, et nous ne pouvons qu'indiquer la morphologie normale qui n'a pas été bien décrite.

L'étendard (fig. XXXII/1) présente une vascularisation en deux « étages » comparable à celle figurée par Gumpenberg (1924) dans celui de *Vicia sepium* L. Les ailes (XXXII/3) ont une vascularisation plus simple et sont munies d'un appendice marginal épais du côté supérieur. Les pièces de la carène, très dissymétriques, ne possèdent de rameaux à leur faisceau médian que du côté distal (XXXII/2). On sait que les pétales sont unis à la gouttière staminale à la base ; de plus les ailes sont soudées post-génitalement sur une partie de leur surface avec la carène (voir Guédès, 1967 a). Ailes et pièces de la carène possèdent un long onglet, mais nous ignorons s'il est vraiment homologue du pétiole de la feuille. Norman (1857) a signalé la foliarisation de pétales du *Trifolium pratense* L., qui acquéraient alors des stipules.

Source : MNHN, Paris

4. Les pétales de *Nerium oleander* L. (Apocynacées)

Dans cette espèce, les régions inférieures des pétales, à limbes dissymétriques, sont unies en un tube, étroit dans sa moitié inférieure, puis dilaté (voir notamment Church, 1908, p. 205-206). A la base des lobes libres, chaque pétale possède un appendice irrégulièrement lacinié, mais généralement muni d'une échancrure médiane nette et profonde.

D'après Van Tieghem (1869), ces appendices sont irrigués par des faisceaux inversés.

Dans les fleurs doubles, les pétales se séparent au moins en grande partie. Nous n'y avons pas vu de faisceaux inversés, mais généralement on peut remarquer (fig. XXXVII/10) que la marge du limbe du pétale est continue (flèche) avec le bord distal de l'appendice. Il s'ensuivrait donc que l'onglet serait unifacial, et la présence occasionnelle de faisceaux inversés serait facile à comprendre. Les marges de l'onglet sont occupées par deux bourrelets, tant dans la partie étroite que dans la partie large ; ces bourrelets seraient des fausses marges.

On aurait donc là un exemple de pétale à long onglet unifacial dont la région antérieure ne formerait que l'appendice ventral lacinié. Il est possible qu'une telle interprétation vaille aussi pour les pétales de *Vinca*, qui présentent des bourrelets en bas de leurs limbes, ou pour les pétales de plusieurs Gentianacées.

Woodson et Moore (1938) ont signalé l'existence de rameaux des faisceaux latéraux pétalaires dans les écailles de la corolle de *Strophantus sarmentosus* A. D. C. et de *Prestonia portobellensis* (Beurl) Woods. (Apocynacées), mais n'en ont pas indiqué l'orientation. Chez *Strophantus* (voir aussi Glück, 1919, p. 527-528), il y a deux écailles très nettement séparées par pétale. Chez *Prestonia*, on trouve cinq écailles au niveau des sutures pétalaires. Il se pourrait que dans ces pétales on assiste à une « unifacialisation » progressive de l'onglet, amenant au contact l'une de l'autre deux écailles stipulaires. Le phénomène serait peu avancé chez *Prestonia* où de plus les deux stipules de deux marges pétalaires adjacentes seraient unies. Il serait plus avancé, avec hypotrophie concominante plus forte de l'onglet, chez les *Strophantus* (les stipules d'un même pétale sont plus proches l'une de l'autre chez *Str. thollonii* Franch. d'après la figure 225 de Glück qu'elles ne le sont chez *Str. sarmentosus* d'après celle de Woodson et Moore). Enfin, la stipule médiane serait réalisée chez *Nerium oleander*.

5. Les pétales de *Billbergia nutans* H. Wendl. (Broméliacées)

Comme chez beaucoup de Broméliacées (Harms, 1930), les pétales de *Billbergia nutans* possèdent à leur région inférieure deux écailles nectarifères entre lesquelles s'insère le filet staminal (fig. XXXVII/1-2). Ces écailles se prolongent par leur bord distal en deux lames longitudinales assez longuement adnées au pétale et terminées parfois (fig. XXXVII/1, écaille de droite) par une pointe libre.

Le pétale reçoit trois traces ; les deux latérales se ramifient en cinq ou six faisceaux chacune tandis qu'elles sont encore dans le réceptacle.

Les régions inférieures des écailles sont pleines, et possèdent en avant des plages libériennes (XXXVII/4). L'absence de bois empêche de préciser l'orientation de ces faisceaux. A l'extrême base, il semble que le pétale soit simplement dilaté des deux côtés pour former les deux écailles. Un peu plus haut, deux cavités apparaissent dans ces bombements (XXXVII/5) et les marges du pétale commencent à prendre de l'importance (flèche). L'étamine pendant ce temps a reçu deux traces et s'est séparée du pétale.

Les deux cavités antérieures s'ouvrent du côté du médian et libèrent leurs deux parois, encore munies à la base de faisceaux libériens (XXXVII/7). Ces deux parois sont plus développées au-dessus et constituent les écailles.

Cette morphologie rappelle celle des pétales des *Aesculus carnea* Wats., *octandra* Marsh et *hippocastanum* L. qui d'après Leinfellner (1954) possèdent un onglet unifacial dont la région antérieure se prolonge au niveau du limbe en une lame antérieure bifide et adnée à la lame postérieure. La zone transverse ne prolifère pas en effet dans sa région juste médiane.

On pourrait de même admettre ici que la région tout à fait inférieure, sous-jacente à la zone de

Source : MNHN, Paris

séparation du filet staminal, est unifaciale, puis que la lame antérieure est formée de ses deux éléments latéraux, d'abord reployés vers la lame postérieure pour former deux poches (fig. XXXVII/5-6), puis libres du côté du faisceau médian. Il semble alors que les marges des lamelles ainsi produites représentent le bord vrai du phyllome (XXXVII/7-9, flèches), les bords apparents de l'onglet du pétale n'étant que de fausses marges. Au-dessus du niveau supérieur des languettes du nectaire, l'aile longitudinale qui les prolonge représenterait alors encore le bord vrai (XXXVII/1, flèche), sans qu'on puisse préciser si plus haut celui-ci correspond au bord apparent du pétale ou à une ligne virtuelle le long de sa face adaxiale, comme dans la feuille de *Ginkgo* ou d'Aristoloche à la base du limbe de cette dernière.

Il se pourrait cependant que la région du pétale sous-jacente au niveau de séparation de l'étamine ne soit pas unifaciale, la face morphologiquement adaxiale restant apparente au niveau du faisceau médian, comme c'est le cas, d'après Leinfellner (1954), dans les pétales de *Dianthus*. De toute manière, les pétales de *Billbergia* ont une morphologie très étroitement apparentée à la morphologie diplophylle.

On rappellera que Gavaudan et Debraux (1955) et Gavaudan et Dupuy (1956 a) par l'action du 2-4 D, ont obtenu chez *Lilium candidum* L., des énations ventrales des tépales qu'ils rapprochent très justement des écailles ventrales des pétales de *Billbergia*, sans toutefois décider s'il s'agit de structures liées à une morphologie peltée-diplophylle.

6. Les tépales de Narcisse et l'interprétation de la paracorolle

La paracorolle (couronne) des Narcisses, qui dépend du périanthe, a fait l'objet de nombreuses interprétations, résumées par Gay (1858), Moreau (1913) et Guédès (1966 b). Il semble bien établi qu'elle est tout à fait différente de celle des autres Narcissées, qui dépend des étamines (Pax et Hoffman, 1930 ; Arber, 1937).

Après avoir souligné dans le cas de la Tulipe combien les tépales ont une structure comparable à celle de la feuille (caractère de sépale), nous retrouvons ici les tépales qui montrent une organisation proche de celle de l'étamine et se transforment aisément en étamines.

Il existe trois genres de Narcissinées (Pax et Hoffman, 1930) : *Cryptostephanus*, *Tapeinanthus* et *Narcissus*. Les deux espèces du premier genre ont une paracorolle formée de douze écailles charnues, en dessous desquelles naissent les étamines (Baker, 1878 ; Pax et Hoffman, 1930, p. 416). Une étude détaillée de cette paracorolle serait très intéressante à entreprendre. Il semble que chaque pétale forme deux écailles.

Dans les deux autres genres, la paracorolle est tubuleuse, très courte chez *Tapeinanthus*. Ses bords présentent souvent chez les Narcisses six ou douze lobes, obscurcis évidemment dans les variétés cultivées à couronne plus ou moins fimbriée. Certains auteurs (Gay, 1858) indiquent l'existence de six lobes opposés deux à deux aux tépales internes (il n'y aurait parfois que trois lobes, opposés à chacun de ceux-ci), d'autres de six lobes alternant avec les six tépales (Saint-Hilaire, 1841, p. 807). Chez *Narcissus pseudo-narcissus* L., Van Tieghem (1875) signale « six grands lobes trifurqués, exactement superposés à ceux du périanthe ». D'après Morren (1853), il y a douze lobes opposés deux à deux aux tépales, et séparés par des sinus profonds et des sinus légers ; les sinus profonds se trouvent en face du milieu de chaque tépale. C'est cette disposition que nous avons trouvée dans les cas favorables chez *N. pseudo-narcissus* et *N. incomparabilis* Mill. Le *N. capax* Roem. et Schult. possède une couronne à six lobes alternant avec les tépales (Coste, 1906, p. 378, n° 3546), comme si les six sinus peu profonds des deux autres espèces manquaient chez lui. Il est très possible que la même disposition se trouve parfois chez les deux autres espèces, ce qui expliquerait certaines descriptions des auteurs.

Au total, il semble qu'on puisse retrouver dans les cas favorables les douze écailles de la paracorolle de *Cryptostephanus* dans les douze lobes de la couronne de certains Narcisses.

Par ailleurs, on sait (Van Tieghem, 1875 ; Arber, 1937) que la couronne est irriguée par des faisceaux inversés, issus de ceux du périanthe d'une manière particulière (voir Arber, 1937). D'après Van Tieghem, la paracorolle de *N. pseudo-narcissus* reçoit trente-six faisceaux inversés, qui sont des rameaux des trente-six faisceaux du tube. Ce nombre semble en fait variable, nous avons trouvé un nombre de faisceaux plus élevé, supérieur à quarante, dans les formes cultivées étudiées. De toute

Source : MNHN, Paris

manière, parmi ces trente-six faisceaux ou plus se trouvent les rameaux des six faisceaux médians des dix pétales, et des faisceaux latéraux de chacun de ceux-ci. Les six tépales participent donc à l'irrigation de la couronne. Il en est de même chez *N. incomparabilis*.

L'étude de la pétalisation des étamines a été souvent abordée, car le phénomène est très commun dans les plantes cultivées, mais seul Čelakovský (1898 a) a publié à ce sujet un travail détaillé. L'intérêt de cette étude est de montrer la réalisation progressive d'un second périanthe muni de sa paracorolle à partir des deux cycles d'étamines. Or la morphologie de l'étamine aide beaucoup à comprendre celle du tépale.

Nous avons vu ainsi (Guénès, 1966 b) que l'étamine garde dans les stades peu modifiés une anthère de forme extérieure presque normale, mais possède des poches inférieures pétaloïdes (fig. XX/1), qui résultent de la pétalisation de la région de l'anthère située sous l'insertion du filet, alors élargi. Une coupe dans un tel filet montre des faisceaux disposés en cercle, sauf à la base. Ceci est un indice d'unifacialité de ce filet. Dans l'anthère (fig. XXI/9-10), on trouve en plus du faisceau médian ordinaire, deux latéraux à orientation normale, et deux faisceaux adaxiaux inversés, indices de l'unifacialité de l'anthère. L'étamine perd ensuite les régions de l'anthère situées sous l'insertion du filet. Elle montre nettement la morphologie diplophylle classique, sur laquelle nous reviendrons. Les sacs polliniques antérieurs sont portés par une lame antérieure qui devient vite stérile (fig. XX/2) et qui est jaune foncé comme la paracorolle, tandis que le filet et le dos du connectif sont jaune clair. Le filet est alors creusé de deux cavités latérales dans sa partie supérieure (fig. XXI/3). Il s'agit d'un tube dont deux génératrices, ventrale et dorsale, sont unies. Cette union se prolonge dans la partie anthérale où les marges des lames antérieure et postérieure (voir plus loin l'étude de la morphologie de l'étamine) sont libres, mais où parfois (XXI/4) deux systèmes de faisceaux inversés montrent la nature double de la région comprise entre les deux languettes ; la face morphologiquement dorsale est apparente entre celles-ci.

La lame antérieure de l'anthère se sépare alors en deux éléments. Une partie supérieure reste attachée à la lame dorsale et forme deux languettes latérales (fig. XX/4) ou parfois une scyphie (fig. XX/5), dont le mode de formation est bien expliqué par Čelakovský (1898 a ; voir des cas similaires chez *Tropaeolum majus* L. dans Jäger, 1961 et Dupuy, 1963). Une région inférieure se libère de la lame postérieure et forme une languette bifide jaune foncé en avant de l'orifice du tube formé par la partie supérieure du filet (la ligne médio-ventrale de sa paroi n'est plus alors adnée à la ligne médio-dorsale). Cet appendice que nous avons appelé *unité coronale* représente la portion de couronne fournie par chaque tépale. On trouve des intermédiaires nombreux montrant l'union des unités coronales des étamines pétaloïdes voisines pour former une couronne plus ou moins régulière. Čelakovský (1898 a) a figuré de tels cas. Dans une étamine fortement pétaloïde, la lame antérieure n'est plus représentée que par l'unité coronale (XX/6-7) et parfois par des restes de sacs antérieurs (fig. XX/10).

Fig. XX. — *Narcissus pseudo-narcissus*. — Étamines pétaloïdes des fleurs doubles. *1.* Étamine peu modifiée. Les régions situées sous l'insertion du filet épaissi forment des poches pétaloïdes jaune foncé.

2-3. Pétalisation de toute la lame antérieure, stérile et séparée en deux niveaux par une échancrure (flèche). Vue ventrale et de profil.

4. Pétalisation avancée. Région supérieure du filet en tube, se prolongeant du côté dorsal par la lame postérieure encore pollinifère, et du côté ventral par une unité coronale.

5. Formation d'une scyphie hypotrope médio-ventrale appartenant à la lame ventrale, qui forme aussi une unité coronale échancrée.

6. Lame ventrale représentée par l'unité coronale seulement.

7. Réduction de longueur des sacs polliniques de la lame dorsale, qui acquiert des ailes jaune clair.

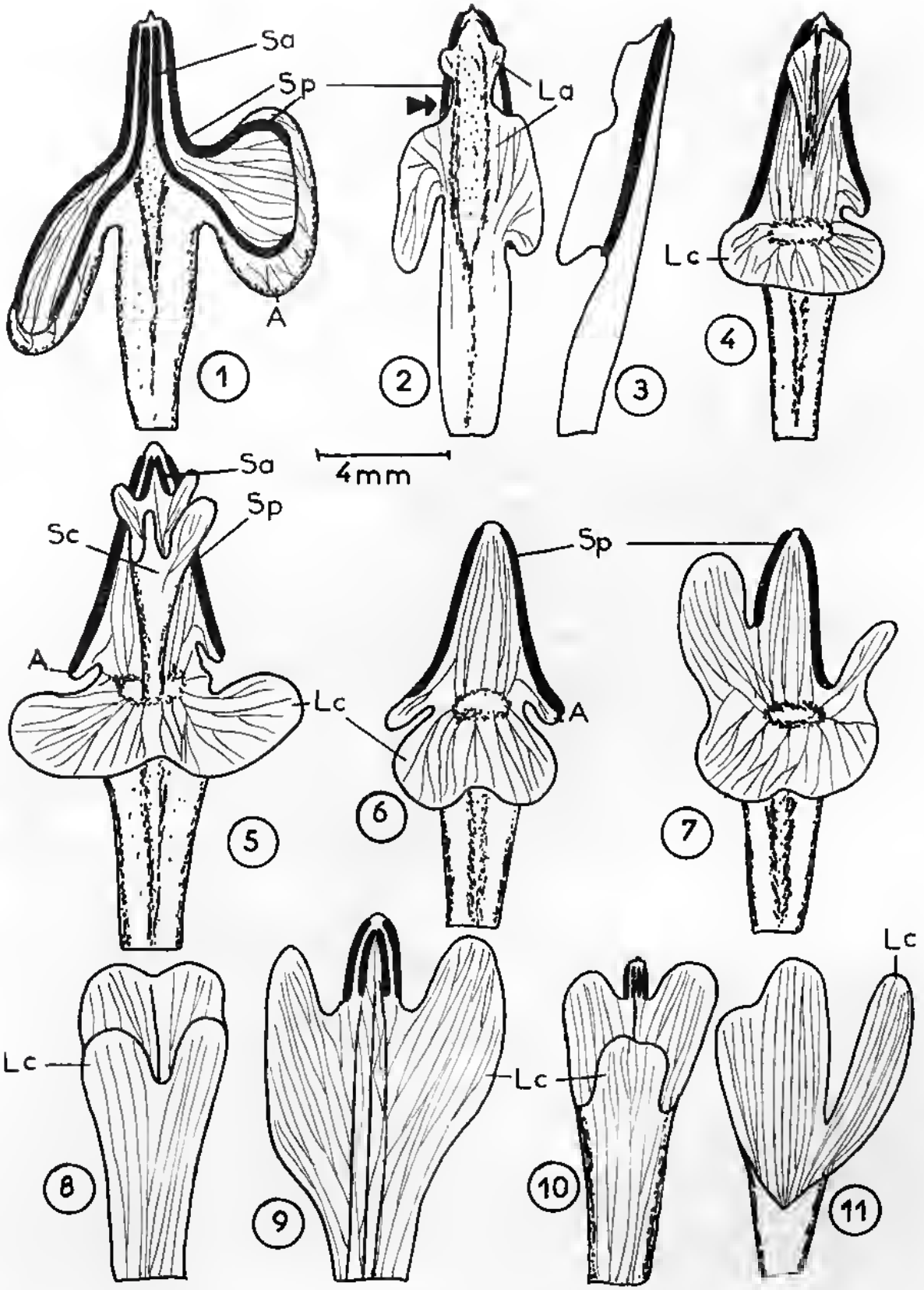
8. Narcissus incomparabilis. — Tépale séparé, muni de son unité coronale. La pièce était adnée à ses voisines à sa base.

9. Narcissus pseudo-narcissus. — Étamine présentant encore un reste d'anthère diplophylle, mais bifaciale sur tout le reste de sa hauteur, et munie de deux lobes jaune foncé, constitutifs de la lame antérieure.

10. Narcissus incomparabilis. — Étamine pétaloïde munie de son unité coronale, mais conservant l'extrémité de l'anthère diplophylle.

11. Narcissus pseudo-narcissus. — Étamine pétaloïde à région inférieure unifaciale, sans unité coronale, mais prolongée en un lobe coronal jaune foncé correspondant à la moitié d'une unité coronale.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

L'existence de douze lobes est alors facile à comprendre, puisqu'il y a six unités coronales, et que chacune est échancrée. Comme toute lame antérieure d'un organe diplophylle, elle correspond à l'union de deux lobes de la lame dorsale, lobes qui peuvent parfois être séparés l'un de l'autre (fig. XX/8, 9, 11 ; autres figures dans Čelakovský, 1898 a).

Čelakovský avait bien compris ce mode de formation de la paracorolle de Narcisse, mais il n'avait pas vu le rapport entre les deux lobes formant l'unité coronale et les sacs polliniques ventraux de l'étamine. Nous verrons qu'il n'avait pu interpréter correctement la morphologie diplophylle de l'étamine, et ceci l'a empêché de voir le rapport entre la morphologie de l'étamine et celle du tépale, dans le cas du Narcisse.

Le tépale de Narcisse est donc diplophylle. Son onglet est unifacial et son limbe formé d'une lame dorsale libre, le tépale au sens habituel, et d'une lame ventrale, l'unité coronale, unie à ses cinq homologues en une couronne. Il est à remarquer que dans le tépale normal, l'unifacialité de l'onglet ne se manifeste pas dans l'anatomie, puisque les faisceaux inversés irriguant la couronne ne se forment qu'à la base de celle-ci. De plus, dans une étamine comme celle des figures XX/4, 6, 7, le filet est creux dans son tiers supérieur environ. Il semble que ce soit le fond de cette cavité qui corresponde au niveau de séparation de l'unité coronale et de la lame dorsale du tépale à l'état normal. Ce niveau serait donc un peu inférieur à celui de l'insertion du filet de l'étamine, qui est marqué par l'orifice de la cavité du filet dans les figures citées.

La morphologie peltée, étroitement apparentée à la morphologie diplophylle, se trouve dans divers pétales, comme ceux de certains *Cleome* (Guédès, 1968 k).

7. L'étendard des *Wisteria* (1) et *Lathyrus* (Papilionacées) et sa ligule vraie

Se fondant sur des illustrations du *Botanical Magazine*, Leinfellner (1954) avait pensé que l'étendard des *Wisteria chinensis* DC. var. *multijuga* Hook fil. et *W. venusta* Rehd. et Wils. ainsi que celui de *Crotalaria heyneana* R. Grah. est peltè. Ces phyllomes présentent en effet des appendices ventraux à la limite du limbe et de l'onglet (Baillon, 1870, p. 267 ; Hutchinson, 1964, p. 378), que Glück (1919, p. 504) a considérés comme des stipules.

L'étendard de *Wisteria floribunda* (Willd.) DC. var. *macrobotrys* (Sieb.) Bail. (*W. multijuga*, *W. chinensis* var. *multijuga*) possède au niveau de passage de l'onglet au limbe une protubérance ventrale échancrée au niveau de la ligne médiane (fig. XXXVI/1), où elle est très peu développée. De part

(1) Bien que le dédiant à Wistar, c'est le nom de *Wisteria* que Nuttall a créé pour ce genre, et c'est ce nom qui doit être conservé. La modification ultérieure *Wistaria* n'est pas valide.

Fig. XXI. — *1-11. Narcissus pseudo-narcissus.* — Coupes transversales dans des étamines pétaloïdes. *1-4.* Étamine du type de celle figurée en XX/*2*. *1.* Base du filet, anatomie bifaciale.

2-3. Régions moyenne et supérieure du filet.

4. Anthère. Lame antérieure stérile largement adnée à la postérieure encore fertile.

5-8. Étamine à scyphie ventrale hypotrope. *5-6.* Région supérieure du filet tubulaire, coupe transversale.

7. Anthère. Lame postérieure encore pollinifère.

8. Région distale de l'anthère. Extrémité de la scyphie fertile.

9-10. Étamine peu pétaloïde (XX/*1*). Coupes dans l'anthère. En plus du médian, la lame postérieure comporte deux faisceaux latéraux normalement orientés et la lame antérieure deux faisceaux inversés.

11. Coupe de la feuille végétative. Faisceaux inversés sans rapport avec l'unifacialité.

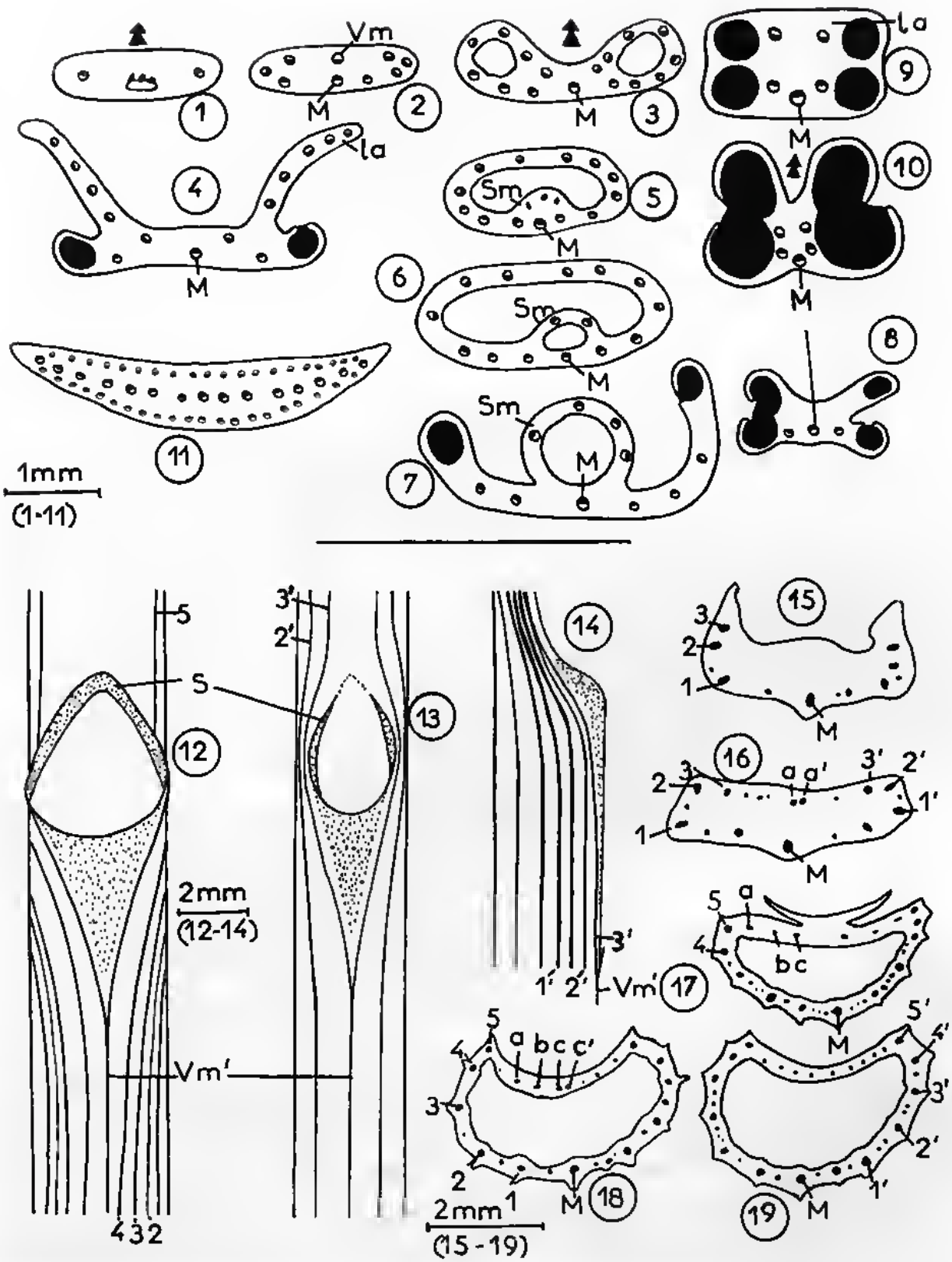
12. Allium vineale. — Feuille. Région de passage de la gaine au limbe, montrant la « ligule » (stipule médiane). Faisceaux *5* et *5'* formant le ventro-médian secondaire de la gaine, et passant dans les régions latérales du limbe.

13-16. Allium oleraceum. — *13-14.* Région de passage de la gaine au limbe de la feuille. Stipule médiane incomplète. Les constituants du ventro-médian secondaire (*3-3'*) sont séparés dans le limbe, mais situés sur sa face adaxiale.

15-16. Coupes dans la région supérieure de la gaine (*15*) et la base du limbe (*16*). *a* et *a'*, rameaux de *3* et *3'*, formant le ventro-médian.

17-19. Allium vineale. — Coupes dans la région « ligulaire » (*17*), la région de la base du limbe (*18*) et sa région moyenne (*19*). La région antérieure du limbe est irriguée par des faisceaux *a*, *b*, *c*, *a'*, *b'*, *c'*. *c* et *c'* s'unissent en un ventro-médian. Régions membraneuses figurées en pointillés.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

et d'autre de cette ligne se trouvent deux bombements allongés massifs. L'onglet est épais et de section ovoïde. Il n'est cependant pas unifacial, car les marges du limbe se prolongent par deux lignes assez nettes sur sa surface adaxiale ; il est simplement hypotrophe. Les bords des protubérances ventrales arrivent aussi au contact des marges du limbe, ce qui pourrait faire croire qu'elles sont continues avec elles.

En coupes transversales, on voit que les nombreux faisceaux que présente l'onglet restent, à la base des écailles ventrales, en une seule rangée, mais ceux qui sont situés dans la région médiane s'avancent dans la zone antérieure des écailles, redescendent dans leur zone postérieure et remontent alors dans le limbe. Les écailles ventrales sont donc comparables aux écailles creuses (*Hohlschuppen*) des pétales de Borraginacées (Arber, 1939 ; H. Schaeffer, 1942), sorte d'éperons internes de la région médiane du pétale. Mais ici chaque éperon est peu développé au niveau du faisceau médian, et fortement de part et d'autre de celui-ci ; de plus l'écaille possède à sa base une cavité schizogène plus ou moins virtuelle, qui ne communique pas avec l'extérieur, à la différence de la cavité ouverte au dos du pétale des Borraginacées. Il s'agit ici d'un éperon plein. En coupe longitudinale (XXXVI/6), on voit aisément le détour fait par les faisceaux de l'étendard.

Chez *Wisteria sinensis* (Sims) Sweet (*W. chinensis* DC.), il est évident que les marges du limbe de l'étendard n'ont rien à voir avec les bords de l'écaille ventrale ici plus profondément bifide (fig. XXXVI/2). L'écaille apparaît comme une simple protubérance de la surface ventrale du limbe. Les faisceaux de l'étendard sont peu affectés par son existence, ils forment simplement un replat au niveau de sa base (XXXVI/5). La prolifération n'a pas mis en cause de cellules assez profondes pour que le parcours des faisceaux de procambium soit modifié comme dans l'espèce précédente.

Chez *Wisteria frutescens* (L.) Poir. (fig. XXXVI/4), l'étendard possède dans la région inférieure de son limbe, deux languettes non vascularisées, insérées obliquement, au niveau desquelles les faisceaux de l'onglet forment un coude et passent dans les régions latérales du limbe. Ici, on a donc deux « éperons » plats et pleins, mais minces, dont la formation n'affecte pas la vascularisation.

Il n'y a aucun appendice ventral dans l'étendard de *Wisteria japonica* Sieb. et Zucc.

Chez *Lathyrus pratensis* L. (fig. XXXVI/3), le limbe et l'onglet de l'étendard sont peu distincts. Vers la base du limbe, le pétale forme deux éperons vrais, ventraux et creux, dans lesquels les faisceaux font un détour. Le faisceau médian et ses rameaux ne sont pas affectés par la croissance intercalaire formant les éperons. Ici, on a donc deux écailles creuses tout à fait semblables à celles de Borraginacées, mais situées de part et d'autre du médian. Glück (1919, p. 504) les considérait déjà comme des boursouflures (*Ausstülpungen*) de l'étendard.

Les languettes de l'étendard de *Wisteria frutescens* paraissent très comparables à celles que nous avons rencontrées dans les feuilles de Graminées et de Cypéracées, où ces « ligules vraies » forment

---

Fig. XXII. — *1. Juncus squarrosus.* — Région supérieure de la gaine et limbe de la feuille. Rapprochement des régions stipulaires distales de la marge du côté ventral ; elles ne deviennent pas contiguës. Flèche indiquant la limite du chlorenchyme (marge vraie).

2-3. Juncus lampocarpus. — Région de passage de la gaine au limbe. Léger recouvrement des stipules (*2*) et leur décalage en hauteur (*3*).

4. Oxychloe andina. — Stipule médiane parfaite.

5. Schoenus nigricans. — Région de la ligule (stipule ligulaire).

6-12. Juncus squarrosus. — Coupes transversales dans la gaine (*6*), la région des stipules (*7*), la région inférieure du limbe (*8-9*) et sa pointe (*10-12*). Pointillé indiquant la limite du chlorenchyme, plages blanches indiquant les lacunes, plages noires les faisceaux, dont le plan de symétrie est signalé par un trait. Marge vraie indiquée d'une flèche, elle correspond à l'avance maximum des stipules.

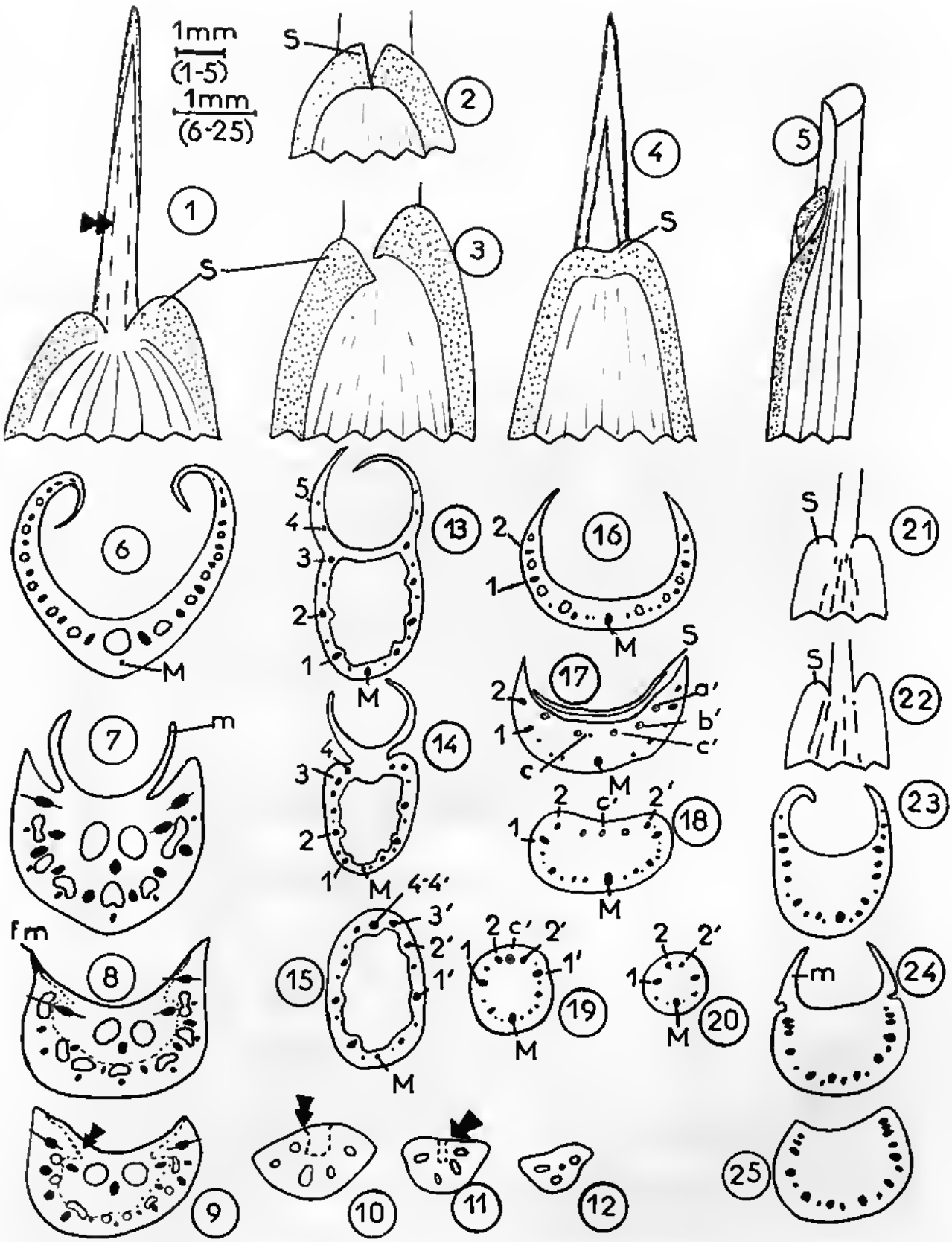
13-15. Juncus lampocarpus. — Coupes transversales dans les régions supérieure de la gaine (*13*), stipulaire (*14*) et inférieure du limbe (*15*).

16-20. Oxychloe andina. — Coupes dans la gaine (*16*), la région stipulaire (*17*) et le limbe (*18-20*). Voir texte.

21-25. Schoenus nigricans. — *21-22.* Bractées inflorescentielles, l'élément médian (ligule vraie) de la stipule ligulaire ne se forme plus, les éléments ligulaires sont encore bien développés. Stipules un peu décalées du côté ventral du fait de l'hypotrophie du limbe (*21*).

23-25. Coupes dans la gaine (*23*), la région de la base de la ligule (*24*) et le limbe (*25*). Le limbe est fortement hypotrophe (sa surface abaxiale est plus importante que sa surface adaxiale), mais bifacial.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

avec les appendices stipulaires latéraux la ligule au sens habituel. Une étude histogénique des appendices des pétales de Papilionacées reste à faire. Il est probable que la prolifération ne met en cause que des cellules très superficielles chez *Wisteria frutescens*, plus profondes chez *W. floribunda* et *sinensis*, tandis que chez *Lathyrus pratensis*, la prolifération doit mettre en cause toute l'épaisseur de la lame au niveau de chaque futur éperon, ce qui entraîne une boursouflure de cette lame. Le même résultat serait toutefois atteint si la prolifération atteignait un anneau de tissu, sur toute l'épaisseur de la lame, dans la région qui deviendra la zone d'insertion de l'éperon sur le pétale.

8. Les pétales des Caryophyllacées silénoïnées et leur stipule ligulaire

Nous avons vu (Guédès, 1965 b) qu'on trouve là aussi une prolifération de la face adaxiale du pétale au niveau de passage de l'onglet au limbe. Nous avons confirmé ainsi l'interprétation d'Arber (1939). Chez *Silene alba* (Miller) E. H. L. Krause (*Lychnis dioica* L. p. p.), nous avons vu comme elle que les marges de l'onglet se séparent au sommet de celui-ci en deux oreillettes « stipulaires ». Au niveau de celles-ci apparaissent de plus deux écailles ventrales, de part et d'autre du médian, qui forment une ligule vraie. Arber avait signalé simplement qu'il s'agit de proliférations en doigts de gant, creuses au moins à la base (fig. XXIV/7 *d-e*). Ce type était rare toutefois dans notre matériel. En général nous avons vu une simple dépression à la face dorsale du pétale (fig. XXXV/1-6), le tissu ainsi déplacé du côté ventral proliférant sous forme d'une écaille mince et pleine. D'autre part, chez *Lychnis coronaria* Desr. (fig. XXXIV/4-8), il n'y a pas d'appendices stipulaires de l'onglet et la « stipule vraie » est formée de deux protubérances massives dont la production n'entraîne pas de déformation du pétale.

Comme chez les *Wisteria*, il semble donc que suivant l'épaisseur de tissu mise en cause par la prolifération, les appendices formant la ligule vraie soient creux ou massifs (fig. XXIV/7 *a-c*). Mais dans les deux cas, ces formations semblent comparables à la ligule vraie des Graminées. Chez les *Silene*, on a donc une stipule ligulaire dont les éléments stipulaires et ligulaires ne sont pas unis.

Par contre chez *Dianthus* et *Saponaria*, on trouve deux languettes longitudinales sur la face ventrale de l'onglet, de part et d'autre de la région médiane. Leinfellner (1954) a étudié des étamines pétaloïdes de *Dianthus semperflorens* Hort. (*D. chinensis* L.) et *barbatus* L. qui lui ont permis de

---

Fig. XXIII. — *1-4. Carex riparia.* — *1.* Région de passage de la gaine au limbe, vue ventrale. Ligule continue avec la région ventrale membraneuse de la feuille, munie d'un faisceau de fibres ramifié.

2-4. Bractées inflorescentielles ; gaine ouverte, disparition de la ligule vraie. *2.* Première bractée.

3. Deuxième bractée.

4. Sixième bractée.

5-22. Merremia angustifolia. — Organes floraux normaux et phyllodiques. *5-8.* Coupes transversales dans le gynécée normal, entouré à sa base par le disque.

5. Région synascidiée.

6. Région sympliquée. Deux faisceaux placentaires communs.

7. Zone du septum apical.

8. Base du style. Les croix indiquent des cellules chargées de cristaux.

9. Gynécée virescent. Soudure post-génitale des carpelles imparfaites. Réduction du style. Flèche : niveau supérieur de la zone à union congénitale des carpelles.

10. Gynécée foliarisé. Oreillette de type foliaire à droite. Latéraux atteignant le sommet du limbe.

11. Carpelle tout à fait foliacé. Latéraux n'irriguant plus que les oreillettes. Plus de placentaires.

12. Coupe transversale du replum d'un gynécée virescent.

13. Coupe du septum apical d'un gynécée virescent. Repliement simple des marges. Voir texte.

14. Carpelle disséqué d'un gynécée virescent portant une foliole ovulaire en forme de feuille végétative.

15-16. Coupes de style de gynécée virescent. *15.* Style plein.

16. Style creux. Voir texte.

17-22. Étamines. *17.* Étamine virescente et pétaloïde, lame antérieure réduite à son lobe droit.

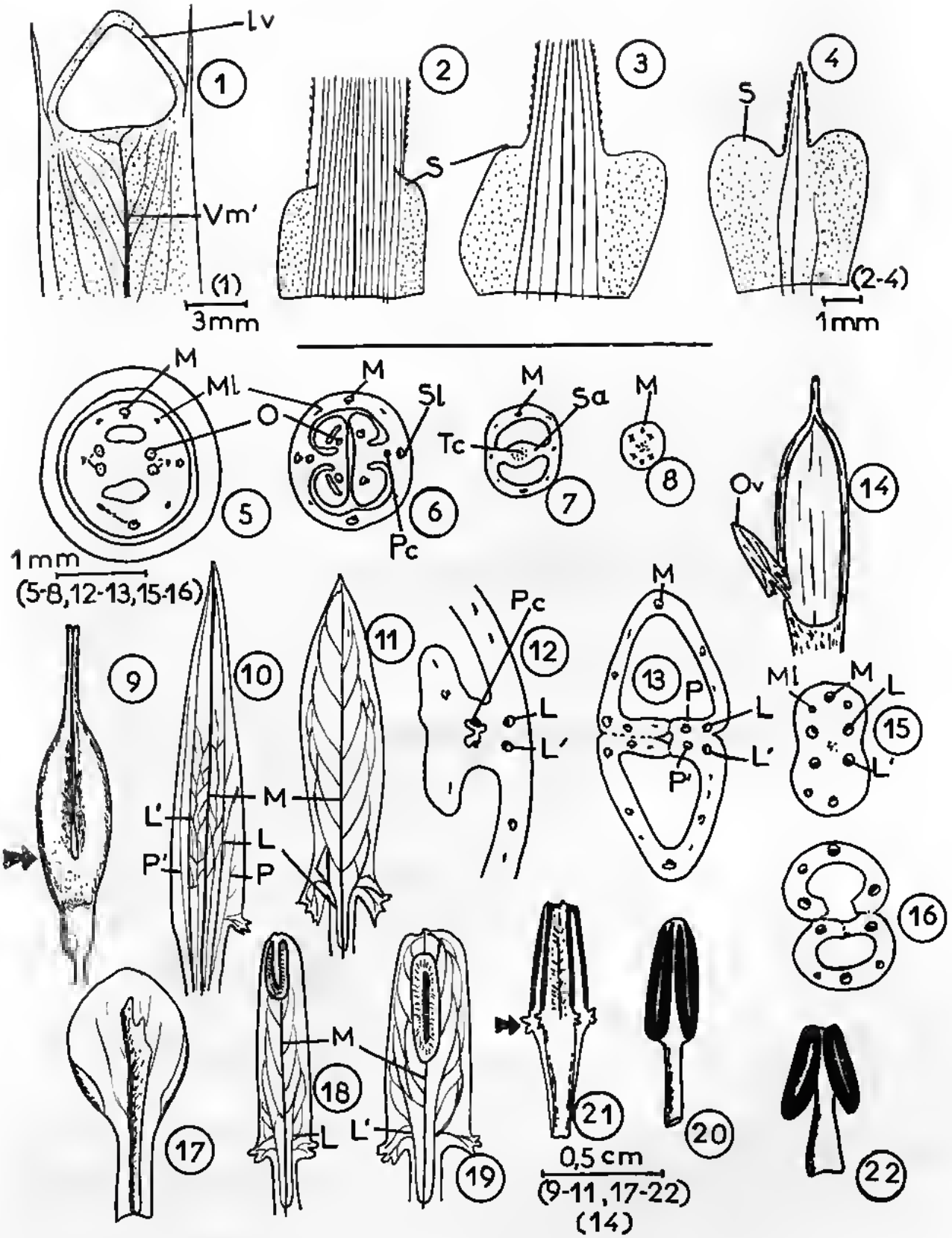
18-19. Étamines virescentes à scyphies mérophylles.

20. Étamine à anthère subnormale, mais sans protrusion des sacs polliniques sous l'insertion du filet.

21. Étamine ayant acquis des oreillettes de type végétatif sur les deux lames de son anthère. Filet également diplophylle.

22. Étamine proche de l'état normal, mais réduite. Les sacs polliniques des étamines sont figurés en noir.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

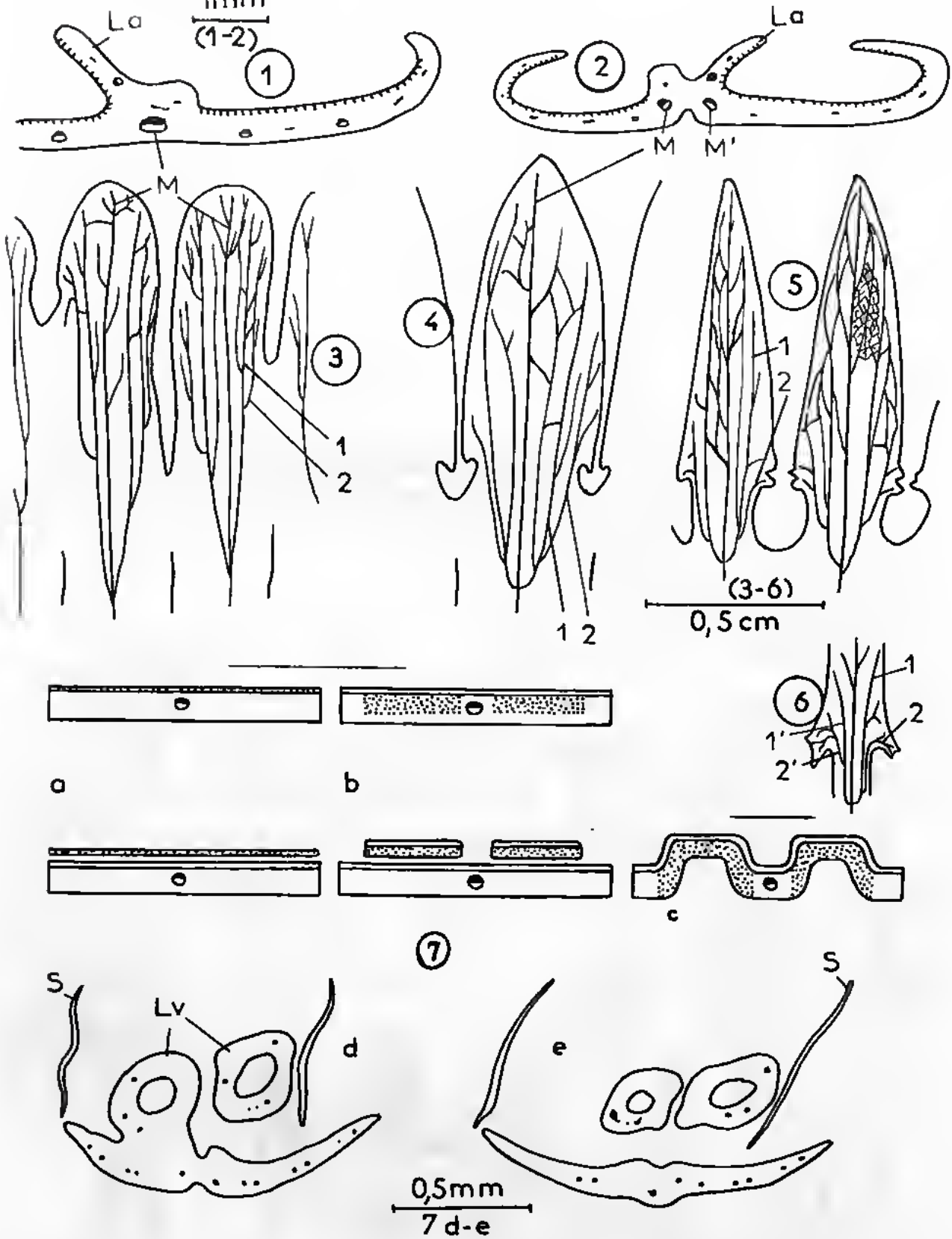


FIG. XXIV. — *1-6. Merremia angustifolia.* — *1.* Coupe d'une étamine virescente dont la lame antérieure n'est développée que d'un côté.

2. Coupe d'une étamine virescente à lame antérieure développée d'un seul côté et à médian divisé en deux. Voir texte.

3-6. Phyllodie de la corolle. *3.* Pétales en partie « dialysés ».

4. Pétales en partie dialysés ayant acquis des oreillettes inférieures.

5. Pétales en forme de feuille végétative à pétioles larges, plats et encore unis les uns aux autres.

6. Pétale transformé en petite feuille végétative. Région du pétiole et de la base du limbe.

7. Interprétation des formations ligulaires des pétales des Silénées.

a. Prolifération simplement épidermique de deux plages de part et d'autre du médian (théorique ; une prolifération de ce genre sur toute la largeur de la surface ventrale forme la ligule vraie des Graminées et des Cypéracées).

b. Prolifération plus profonde. Formation de deux écailles massives.

c. Prolifération affectant toute l'épaisseur du phyllome. Formation de deux éperons.

Source : MNHN, Paris

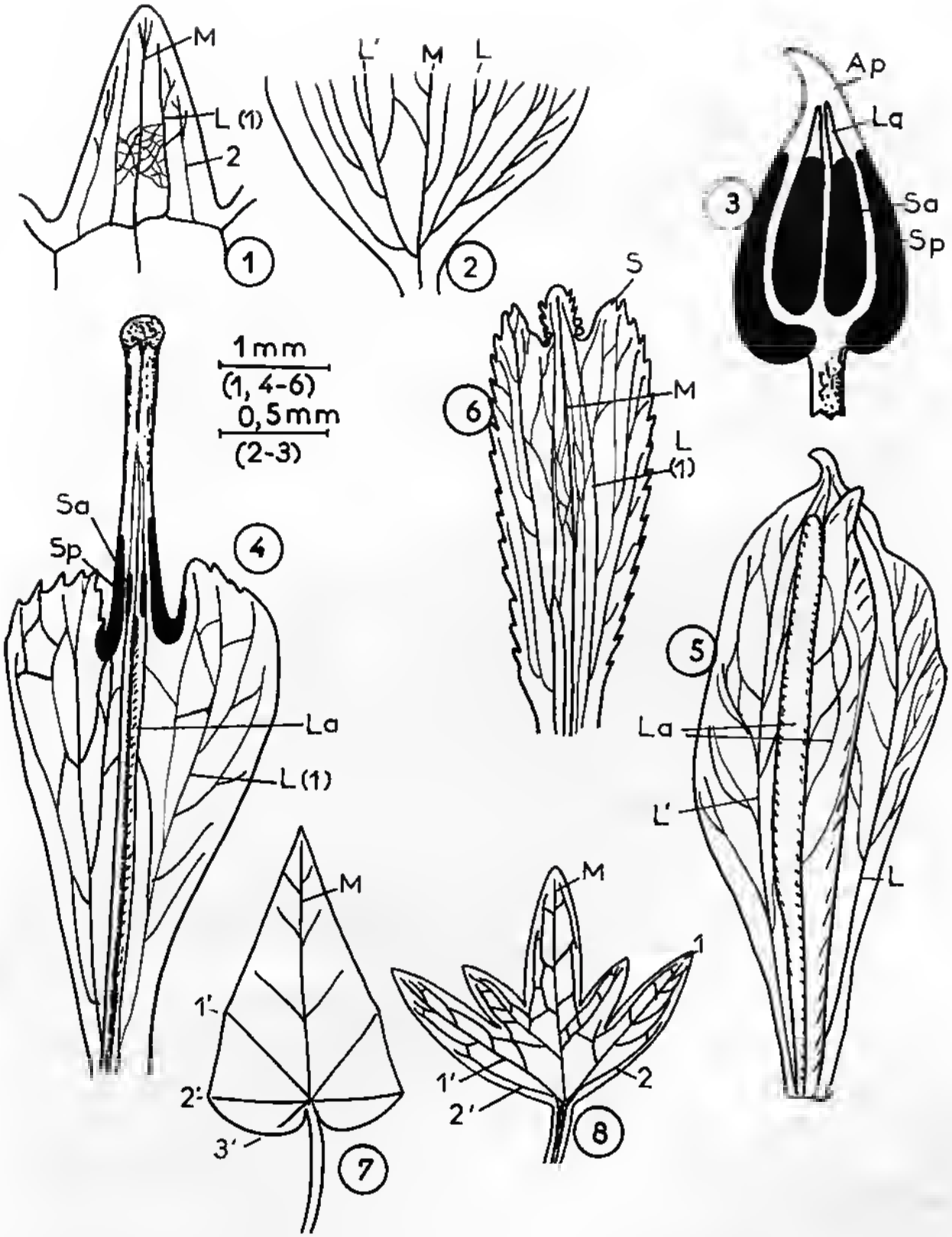


Fig. XXV. — *1-6. Prunus paniculata.* — *1.* Sépale.

2. Base d'un pétale.

3. Étamine très légèrement pétaloïde. Pétalisation indiquée par l'acquisition d'un double appendice terminal, mettant en évidence la diplophyllie de l'anthère.

4. Stamino-carpelle. Large lame postérieure pétaloïde, se continuant par un style terminé par un stigmate. Lame antérieure réduite. Noter que le style est surajouté au-dessus de l'anthère.

5. Étamine pétaloïde stérile, lame antérieure bien développée.

6. Primefeuille formée lors du développement d'un bourgeon. Elle est formée principalement de la base foliaire, irriguée par des rameaux des latéraux. Le rudiment du limbe reçoit les trois faisceaux principaux du phyllome.

7-8. Cotylédon de *Tilia platyphyllos* (*8*) et feuille primordiale de cette plante (*7*). D'après Troll (1951). L'homologie des deux limbes est très nette. La région du faisceau médian est relativement bien plus développée dans la feuille, qui possède par ailleurs un faisceau *3'* que n'a pas le cotylédon.

Source : MNHN, Paris

conclure que la morphologie des pétales est apparentée au type diplophylle. Les bords libres des languettes sont en fait les marges vraies de l'onglet, qui serait unifacial si une zone transverse s'était réalisée au lieu d'être seulement ébauchée (fig. XXXIV/9-11). Cette morphologie est celle de la feuille végétative de *Symmeria paniculata* Benth. (Guédès, 1968 c). Par conséquent la morphologie de ces pétales est très différente de celle des pétales de Silénées. Nous avions d'abord cru (1965 b) que les deux tribus des Dianthées et Silénées pouvaient ainsi être distinguées, mais Rohweder (1966) a fait remarquer que l'*Agrostemma githago* L. (Silénées) possède des lamelles longitudinales, comme les Dianthées.

Pour Rohweder d'ailleurs, les deux types de formations seraient en rapport avec l'unifacialité du pétiole. L'auteur pense que les bords des lamelles ventrales pourraient bien représenter les bords de la lame ventrale d'un onglet diplophylle (schéma 6 *f*). C'était l'interprétation de Baum (1950) réfutée par Leinfellner (1954) d'après des arguments tératologiques (rapports de ces languettes avec les sacs polliniques ventraux dans les étamines pétaloïdes) qui nous paraissent probants. En ce qui concerne les Silénées, Rohweder pense que les écailles ventrales peuvent aussi être considérées comme la région supérieure de la lame ventrale, car l'onglet, particulièrement à l'état jeune, est épais, et pourrait être unifacial.

Quant aux enfoncements dorsaux de la base des écailles, ce seraient, d'après l'étude ontogénique, des déformations secondaires du pétale. Rohweder souligne à ce sujet que nous-même n'avons pas vu de « doigts de gant » si nets que ceux figurés par Arber. Cependant, il n'y a pas lieu de mettre en doute les observations d'Arber, et comme de l'aveu de Rohweder, ses arguments pour considérer l'onglet comme unifacial ne sont pas encore probants, nous pensons que les observations d'Arber et les nôtres conduisent à interpréter les formations ligulaires des pétales de Silénées comme des stipules ligulaires à éléments libres. Il est parfaitement possible que les dépressions dorsales du pétale qui ne forme que des écailles pleines soient comme l'indique Rohweder, des déformations apparues tardivement. Il suffit de penser que la prolifération cellulaire affecte d'abord un tissu situé ventralement et relativement superficiellement, pour produire la plus grande partie de l'écaille, puis affecte une région plus dorsale, d'où la dépression plus ou moins profonde et éventuellement nulle (*Lychnis coronaria*), l'interprétation en termes de stipule ligulaire restant parfaitement valable.

Toutefois nous reprendrons dès que possible le problème grâce à l'étude d'intermédiaires tératologiques. En particulier, si l'opinion de Rohweder est exacte, on devra trouver dans un phyllome de morphologie intermédiaire entre celle de l'étamine et du pétale, des écailles ventrales en train de former la lame ventrale de l'étamine diplophylle, porteuse des sacs polliniques ventraux. Au contraire si notre opinion est la bonne, ces écailles disparaîtront sans avoir rien à faire avec la lame staminale ventrale. Comme des formes horticoles de *Lychnis viscaria* L. fournissent aisément des fleurs doubles, on peut espérer ainsi résoudre définitivement la question.

Si l'on compare les formations ligulaires des Silénées à la stipule ligulaire des Graminées, on doit remarquer que dans le second cas, cette formation se trouve au sommet de la gaine (base), dans le premier au sommet de l'onglet, qui semble être un pétiole. On peut se demander si, du fait de la différence de niveau d'apparition, on peut bien parler de stipule ligulaire dans les deux cas. En fait nous avons vu qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre la base d'une feuille en possédant une et le pétiole d'un phyllome dont la base n'est pas différenciée (Frêne, *Aesculus*). Comme le pétale de Caryophyllacée ne montre pas de base différenciée, on peut nommer stipulaire les appendices latéraux de la partie supérieure de l'onglet. Ils correspondent en somme aux *protostipules* dont nous avons discuté la signification.

Source : MNHN, Paris

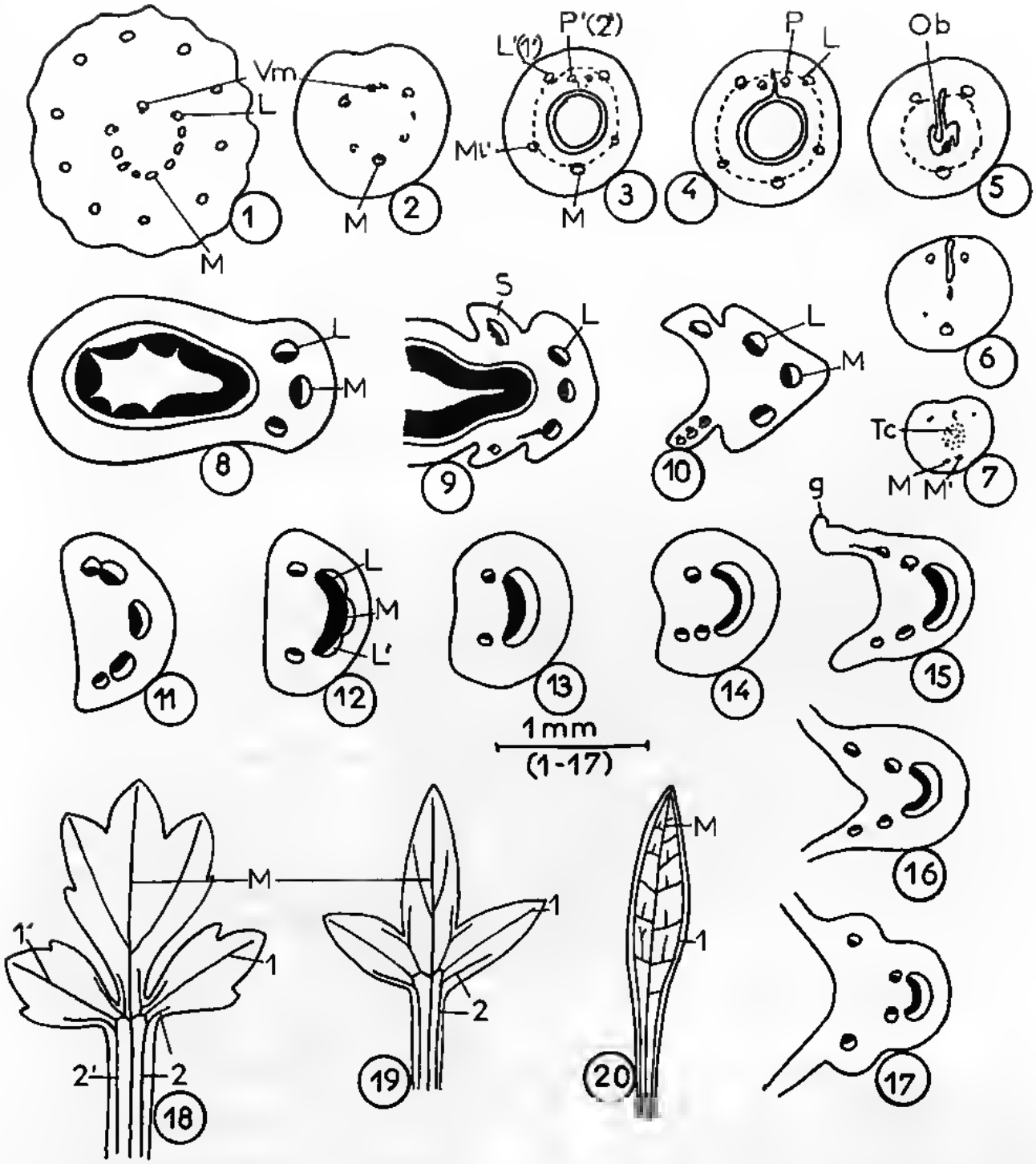


Fig. XXVI. — *1-17. Prunus paniculata.* — *1-7.* Coupes dans le carpelle normal.

1. Au niveau du réceptacle.

2. Base du carpelle, en dessous de la cavité carpellaire.

3-4. Base de la cavité carpellaire. Faisceau ventro-médian divisé en ses deux placentaires constitutifs.

5. Niveau supérieur à l'insertion de l'ovule, montrant l'obturateur formé par une marge carpellaire. Dans les trois dernières figures, le pointillé indique les limites de l'endocarpe présomptif.

6. Région tout à fait supérieure de l'ovaire, montrant encore un indice de la suture carpellaire.

7. Base du style, montrant la division du médian.

8-17. Vascularisation du pétiole et de la nervure médiane de la feuille. *8-10.* Émission des trois traces foliaires ; les faisceaux latéraux émettent à leur tour les faisceaux stipulaires.

11-15. Dans le pétiole, les faisceaux latéraux émettent des rameaux et irriguent des glandes de la base du limbe.

16-17. Émission des rameaux pour l'irrigation du limbe.

18-19. Partie terminale d'une feuille primordiale (*18*) et d'un cotylédon (*19*) de *Lepidium sativum* (d'après Troll, 1951). Le cotylédon correspond aux trois lobes terminaux de la feuille.

20. Cotylédon de *Cicuta virosa* (d'après Troll, 1951).

Source : MNHN, Paris

Chapitre IV

LES ÉTAMINES ET LES STAMINO-CARPELLES

L'interprétation de l'étamine posait de nombreux problèmes, même une fois admise son homologie avec la feuille. De nombreuses théories furent donc émises dans la première moitié du siècle dernier. On les trouvera exposées par Mohl (1836), Bernhardi (1843) et Neumann (1854). Certains auteurs d'ailleurs reprirent l'interprétation gemmaire de Wolff et pensèrent que l'étamine correspond à un bourgeon porteur de deux feuilles formant l'anthère.

Nous montrerons dans notre travail historique que dès 1832, Engelmann avait décrit des étamines phyllodiques de *Torilis* et conclu que la lame staminale est convolutée, la commissure de ses marges étant de plus unie longitudinalement à sa nervure médiane au niveau de la région médio-ventrale, et que cette lame forme les parois des sacs polliniques. Il s'agissait de la première indication de la constitution diplophylle de l'étamine. Mais bien entendu il était erroné de penser que la lame de la feuille staminale entière forme les parois des sacs polliniques. En fait les sacs se creusent dans l'épaisseur même des quatre marges de l'anthère diplophylle (voir plus bas). C'est ainsi que Braun (1851) et Wydler (1852) exposèrent les faits. Pourtant Worsdell (1916, p. 170) semble encore interpréter les quatre lobes de l'anthère comme les parois des sacs polliniques.

Pour expliquer l'existence des deux lobes ventraux formant une deuxième lame dans la feuille staminale diplophylle et portant les sacs polliniques antérieurs, Braun et Wydler parlaient d'*Überspreitung* ou de dédoublement (*Verdoppelung*) de cette lame. La nervure médiane de la feuille anthérale porterait deux lames formant quatre lobes, au lieu d'une seule lame comme d'habitude. En ne retenant pas la notion de convolution de la lame staminale envisagée par Engelmann, ces auteurs s'étaient éloignés de l'interprétation correcte de la morphologie diplophylle qui ne sera trouvée que bien plus tard.

Déjà Wydler (1852) signalait la similitude de la structure de l'anthère avec celle qui est presque constante dans les feuilles supérieures de *Bergenia crassifolia* (L.) Moench. Il avait remarqué que les lobes adaxiaux surajoutés ont leur face morphologiquement ventrale opposée à la face ventrale de la lame principale, tandis que du côté de la nervure médiane qui les porte, ils présentent donc leur

---

Fig. XXVII. — *Prunus paniculata*. — *1-7*. Carpelle légèrement foliarisé et stérile. Vue externe (*1*) et coupes (*2-7*). Absence de faisceaux placentaires. Style aplati ventralement, mais subnormal.

8-11. Carpelle dont une marge est foliarisée au niveau ovarien. Vue externe (*8*) et coupes transversales (*9-11*). Il y a ici un placentaire de chaque côté, malgré l'absence d'ovules.

12-16. Coupes dans un carpelle foliarisé (voir fig. XXVIII/*5* par exemple). *12*. Région moyenne, présence d'un faisceau médian, de deux latéraux et de deux placentaires. Tissu conducteur dans la région médio-ventrale.

13-14. Région de passage de la lame carpellaire au style. Division du médian, disparition des placentaires, prise d'importance relative du tissu conducteur ventral.

15-16. Disparition de la surface ventrale non porteuse de tissu conducteur. Formation d'un style normal.

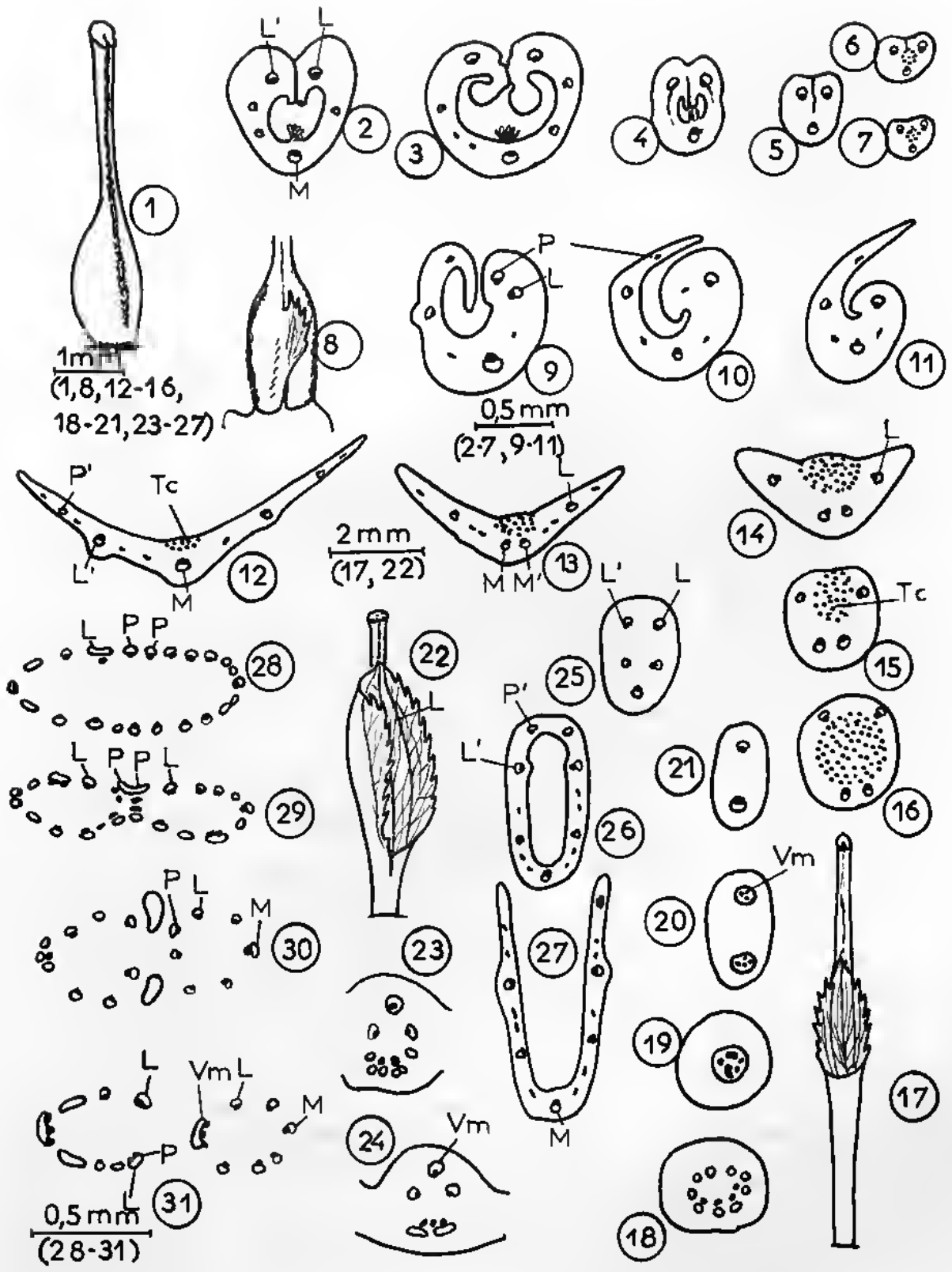
17-21. Carpelle foliarisé muni d'une longue portion peltée inférieure. Vue externe (*17*) et coupes transversales (*18-21*). Un faisceau complexe (*18-19*) se divise en un dorso-médian et un ventro-médian (*20-21*), ce dernier se divise ensuite en deux latéraux.

22-27. Carpelle foliarisé muni d'une portion peltée peu développée. Vue externe (*22*) et coupes transversales (*23-27*). Le carpelle reçoit un faisceau dorso-médian, un faisceau ventro-médian et des latéraux (*23-24*).

28-30. Coupes dans le réceptacle d'une fleur munie de deux carpelles, l'un normal (à gauche), l'autre foliarisé. Placentaires d'abord bien séparés puis se rapprochant sans vraiment former de ventro-médian.

31. Coupes dans le réceptacle de deux fleurs munies de carpelles foliarisés. Existence d'un ventro-médian dans le carpelle de droite. A gauche, le carpelle reçoit deux latéraux séparés, dont l'un émet un placentaire.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

face dorsale. Il soulignait que ce phénomène, rare au niveau de la feuille végétative, est répandu au contraire presque partout au niveau de l'étamine. Čelakovský (1878, 1884, 1898 a, b et c) reprendra ensuite cette interprétation en l'appuyant sur des observations précises d'étamines virescentes et surtout pétaloïdes, mais il ne modifiera pas l'interprétation qui fait des lobes ventraux des « émergences » de la lame fondamentale.

Heinricher (1882) avait vu le rapport entre la morphologie des feuilles diplophylles de *Bergenia* et celle des feuilles peltées que présentent occasionnellement cette espèce : il suffit, disait-il, d'admettre, pour passer des secondes aux premières, l'adnation de la région médio-ventrale du cornet à la région de la nervure médiane de la feuille. Mais Heinricher ne pensait pas pouvoir adopter une telle interprétation pour expliquer la morphologie de l'anthère. Il pensait que celle-ci produit quatre lobes parce qu'elle possède normalement quatre côtes pollinifères qui prolifèrent alors tératologiquement. Les sacs polliniques étaient pour lui de simples émergences de la lame staminale.

La ressemblance avec les feuilles diplophylles ne serait en somme qu'une sorte de convergence. Ce sera à peu près la position d'Engler (1876, 1926) et de Troll (1932 b) beaucoup plus tard.

Troll (1932 b, 1939) a publié une étude très détaillée de la morphologie diplophylle du phyllome végétatif. Il a proposé de nommer ainsi cette structure en utilisant l'épithète spécifique de l'*Alchemilla diplophylla* Diels. En fait, Troll a montré que la feuille d'*Alchemilla diplophylla* qui possède deux languettes longitudinales sur sa surface ventrale est justiciable d'une toute autre interprétation que les feuilles diplophylles de *Bergenia* ou de plusieurs *Caltha* d'Amérique du Sud (*C. appendiculata* Pers., *C. dioneaeifolia* Hook fil., *C. limbata* Schlecht.). Dans le cas de l'Alchémille, il s'agit de deux proliférations de la surface ventrale de la feuille ; ces proliférations sont comparables à celles que nous avons décrites dans les feuilles végétatives ou les pétales (ligules vraies) mais elles sont orientées longitudinalement et non transversalement.

Dans les *Caltha* au contraire, Troll précisant les observations de Schrödinger (1914) a vu que les deux lobes antérieurs du limbe correspondent à la région antérieure de la feuille peltée, mais sont ici séparés l'un de l'autre et de la lame dorsale fondamentale parce que la croissance de la zone transverse ne se fait pas en trois points : deux latéraux et un médio-ventral correspondant au point d'union théorique des deux marges du phyllome (schéma 6 *c*).

Nous avons signalé (Guédès, 1968 c) que dans la feuille de *Symmeria paniculata* Benth. la diplophyllie est particulièrement fruste ; il n'y a aucune union des marges du phyllome dans la zone médio-ventrale, mais deux lobes antérieurs se forment cependant et sont adnés à la lame principale suivant deux lignes longitudinales (voir schéma 6 *d*, les marges de l'encoche médio-ventrale séparant les deux lobes ventraux enveloppent la tige chez *Symmeria*).

Troll précisait bien qu'il n'était pas question de considérer l'étamine comme un phyllome diplophylle, quoique tératologiquement elle se transforme en une pièce qui ressemble à un tel phyllome. D'après lui, si les faits tératologiques doivent être pris en considération, il faut les interpréter grâce à la structure et au mode de développement normaux de l'organe. Dans le cas de l'anthère, c'est le fait que celle-ci possède quatre bords fertiles, qui peuvent tératologiquement donner des lames pétaloïdes, qui explique la morphologie des staminodes. On ne pourrait rien déduire de cela quant à la morphologie de l'étamine normale. Mais comme Rohweder (1959) le remarquera plus tard, Troll n'expliquait pas pourquoi l'étamine a justement quatre marges susceptibles de proliférer, et non pas deux.

Troll (1932 b) et Schaeppi (1939) n'admettent donc une peltation au niveau de l'étamine que dans le cas où le filet ne s'insère pas en bas de l'anthère, mais au milieu de son dos, la région sous-jacente à l'insertion du filet correspondant alors à la région antérieure produite par la zone transverse d'une feuille peltée (ou plus exactement diplophylle, puisque cette région ventrale n'est pas unie avec la région dorsale située au-dessus de l'insertion du filet).

Mais Baum (1949) a montré que chez soixante-six espèces appartenant à vingt-six familles, la très jeune étamine est un primordium pelté. La zone transverse antérieure croît ensuite séparément d'avec la lame dorsale, ce qui explique la formation de quatre segments de marges. Ainsi l'étamine ordinaire est diplophylle (Baum n'employait pas encore ce terme en 1949). Cependant, il existe des étamines qui ne se développent pas à partir d'un primordium pelté. C'est le cas de celles de *Ranunculus auricomus* L. et *neapolitanus* Ten., d'*Orthostemon sellowianus* Berg., *Philadelphus coronarius* L.,

Source : MNHN, Paris

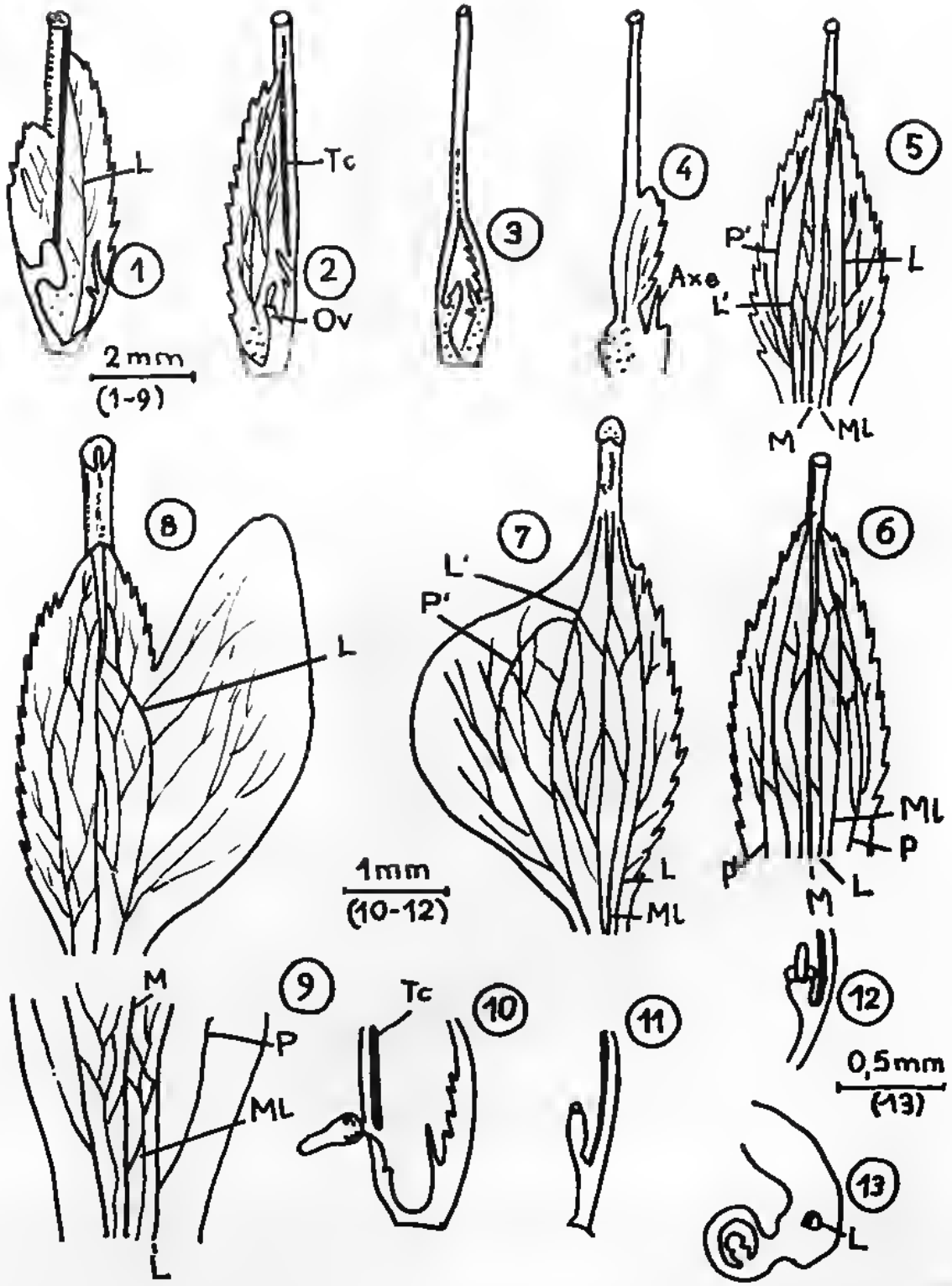


Fig. XXVIII. — *Prunus paniculata.* — Carpelles foliarisés et pétaloïdes. *1-2.* Carpelles foliarisés dissymétriquement et présentant encore au moins d'un côté des restes d'ovules.

3-4. Carpelle peu modifié, stérile, accompagné d'un rudiment axial. Vu ventralement et de profil. Un carpelle normal était subopposé à ce carpelle modifié.

5-6. Carpelles très foliarisés. Le carpelle *5* ne possède plus de placentaire du côté droit.

7-8. Carpelles pétaloïdes. Un placentaire subsiste du côté pétaloïde seulement en *7*. En *8*, les faisceaux latéraux disparaissent dans le réseau vasculaire, tant du côté pétaloïde que du côté vert.

9. Région inférieure d'un carpelle foliarisé montrant l'insertion de deux placentaires sur les deux latéraux.

10. Carpelle dont une marge porte une scyphie ovulaire très aplatie (à gauche) et l'autre une simple dent à valeur d'ovule.

11. Marge carpellaire portant une scyphie ovulaire orthotrope.

12. Scyphie ovulaire orthotrope à ouverture bilaminaire, renfermant un nucelle proéminent.

13. Coupe transversale dans une marge carpellaire portant une scyphie ovulaire unitegminée. Noter l'absence de placentaire.

Source : MNHN, Paris

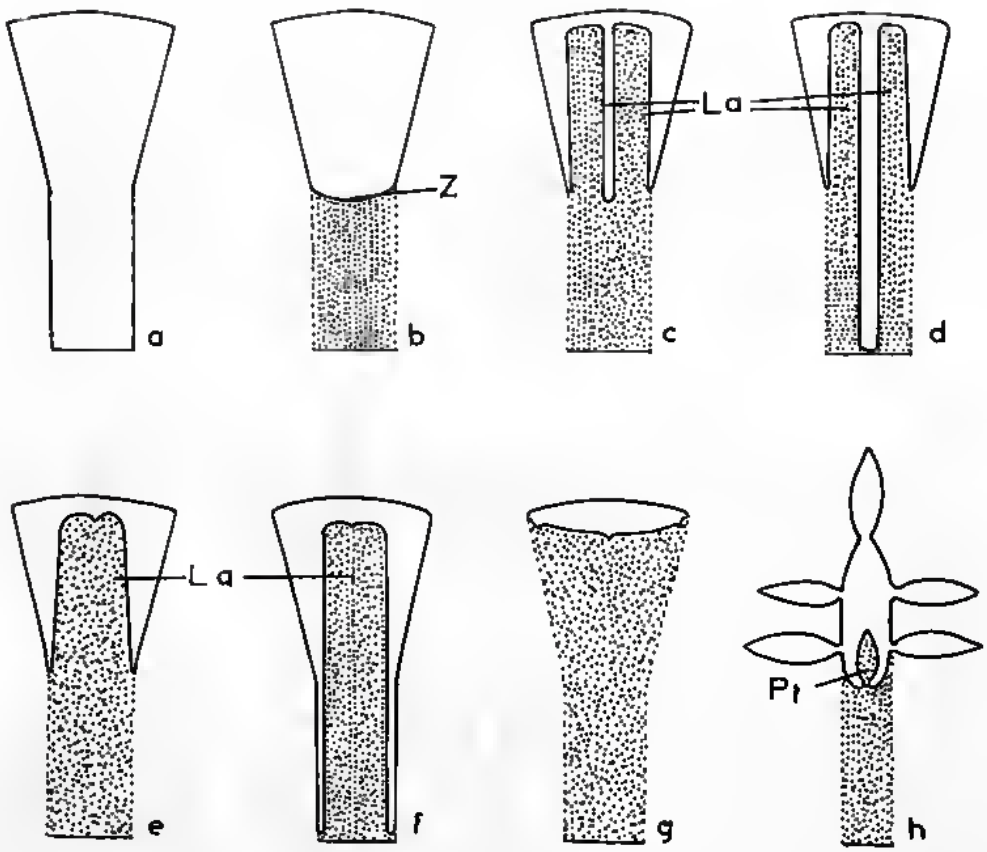


Schéma 6. — Modalités de la morphologie peltée-diplophylle des phyllomes. **a.** Phyllome bifacial sur toute sa longueur. **b.** Pbyllome à pétiole unifacial. Formation d'une zone transverse *Z* au sommet de celui-ci. **c.** Prolifération de la zone transverse en deux languettes libres formant la lame antérieure *La* (cas de la feuille de *Caltha limbata*). **d.** La zone transverse est située en bas du pétiole qui n'est que subunifacial, elle prolifère aussi en deux languettes séparées au niveau du limbe, mais continues avec la lame postérieure au niveau du pétiole (cas du pétale de *Dianthus* d'après l'interprétation de Leinfellner, la zone transverse ne s'y forme probablement en fait pas du tout ; cas d'étamines tératologiques de Tulipe étudiées ici). **e.** Phyllome à pétiole unifacial, la zone transverse prolifère en une lame continue. Si cette lame antérieure est adnée à la lame postérieure fondamentale, on obtient la morphologie diplophylle de l'étamine. **f.** La zone transverse se trouve à la base du pétiole et prolifère en une lame antérieure continue. Cas fréquent dans les étamines pétaloïdes (si l'on admet que le filet est un pétiole). Cas du pétale Caryophyllacées d'après l'interprétation de Rohwener. **g.** Phyllome à pétiole unifacial. La zone transverse a proliféré en une zone antérieure continue avec la lame fondamentale. Phyllome scyphié classique. **h.** Phyllome composé à pétiole unifacial. La zone transverse située au-dessus de celui-ci a formé une « penne transverse » *Pt* (*Querfieder*).

Osteomeles anthyllidifolia Lindl., *Kerria japonica* DC. et *Waldsteinia geoides* Willd. Mais dans ces cas, Baum (1952 a et b) a vu que les étamines pétaloïdes montrent aussi une structure diplophylle indiscutable. Leinfellner (1954) a ensuite confirmé cette interprétation par l'étude d'autres étamines pétaloïdes. L'étamine des Violettes montre aisément une structure diplophylle à l'état normal (Leinfellner, 1957). Les deux lames de l'étamine apparaissent au niveau de certains prolongements stériles du connectif (Baum, 1953 b). Les étamines planes comme celles des Nymphaeacées sont également diplophylles, et leur filet est unifacial, mais secondairement aplani (Leinfellner, 1956 b). Puisque le filet de l'étamine est unifacial, la présence de stipules médianes staminales s'explique facilement si le filet possède une base bifaciale (cas de diverses Crucifères, Simarubacées, Zygophyllacées, Leinfellner, 1956 a). Ces stipules ne doivent pas toutefois être confondues avec des appendices du filet unifacial qui sont eux-mêmes unifaciaux, tels ceux des étamines de *Deutzia*, d'*Allium* ou d'Amaryllidacées (là où ils forment la paracorolle lorsqu'elle est d'origine staminale, donc ailleurs que chez les trois genres de Narcissinées).

Source : MNHN, Paris

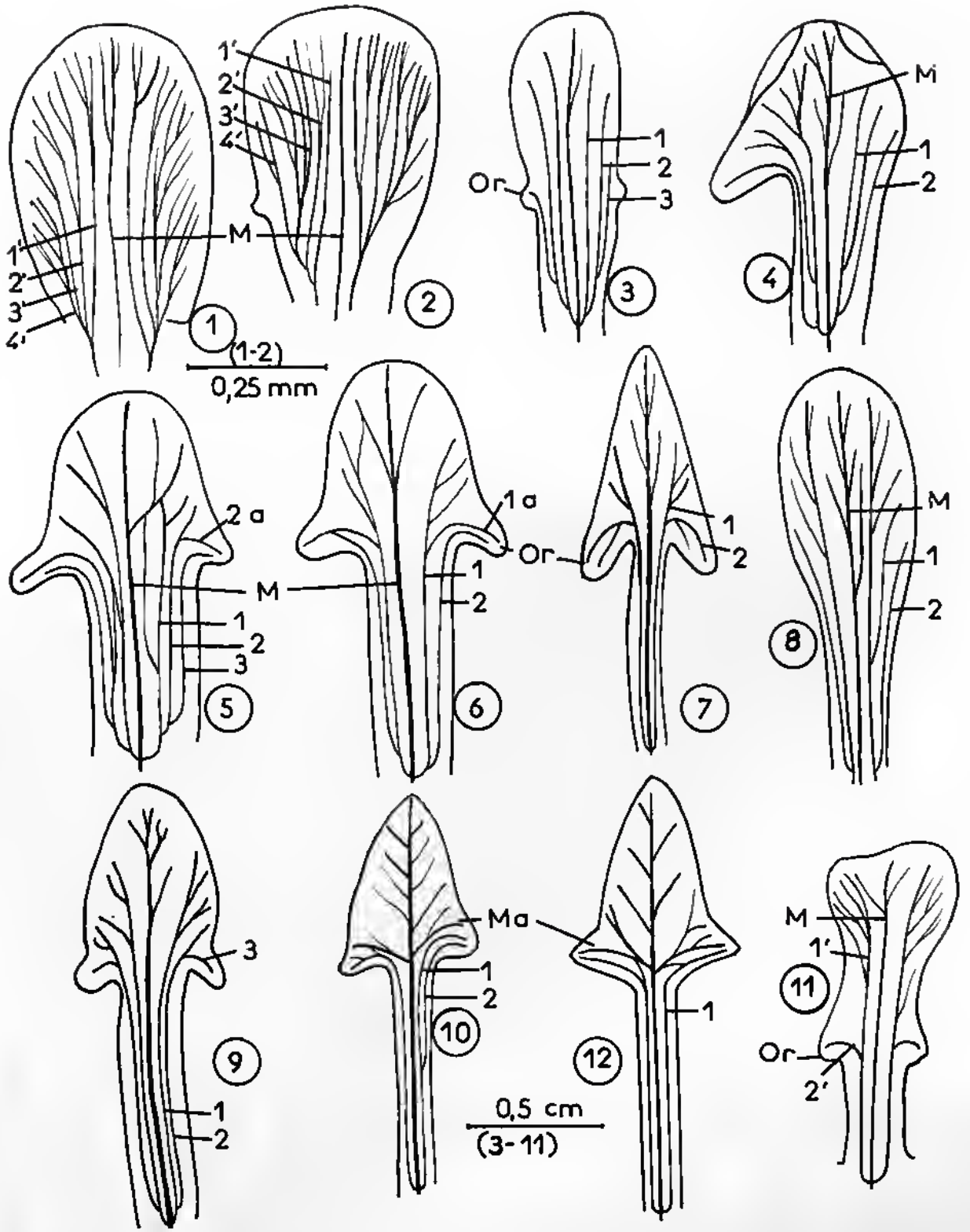


Fig. XXIX. — *Convolvulus arvensis.* — *1.* Vascularisation du sépale normal.

2-10. Vascularisation de sépales phyllodiques. Formation d'oreillettes dans la région inférieure, réduction progressive du nombre des faisceaux longitudinaux principaux, prise d'importance des rameaux du faisceau médian. Les oreillettes sont irriguées par les faisceaux *3*, puis *2*, puis finalement *1*, comme dans la feuille végétative. Le limbe est donc finalement presque tout entier irrigué par des rameaux du faisceau médian, en particulier par deux volumineux rameaux inférieurs *Ma* et *M'a*, comme dans la feuille. N. B. Le faisceau marqué *Ma* en *12* est en fait *M'a*.

L'appendice figuré en *8* montre une vascularisation assez proche de celle de la feuille, mais n'a pas d'oreillette. Voir texte.

11. Pétale à demi foliarisé, montrant des ébauches d'oreillettes et des faisceaux *1* et *1'* atteignant l'extrémité du limbe.

12. Vascularisation d'un sépale très foliarisé, identique à celle de la feuille.

Source : MNHN, Paris

L'anatomie de l'étamine fournit aussi des arguments pour cette interprétation : le faisceau staminal est souvent centrique, il correspondrait à l'union d'un faisceau médian et d'un faisceau ventro-médian qui peuvent effectivement être séparés à la base de l'anthère de *Pittosporum tobira* Ait. par exemple. Les faisceaux centriques forment leur liber d'abord du côté dorsal, puis progressivement du côté ventral. L'inhibition de la progression ventrale de la différenciation expliquerait l'existence d'étamines à faisceaux collatéraux, cas général chez les Monocotylédones (Leinfellner, 1956 c). D'ailleurs les *Nymphaea stellata* Willd., *Magnolia* × *soulangeana* Soul. et *Liriodendron tulipifera* montrent aussi des faisceaux inversés dans leurs anthères (Leinfellner, 1956 b). Chez *Tropaeolum majus*, l'étamine possède un faisceau centrique à nombreux pôles libériens et ligneux qui correspondraient (Jäger, 1961) à tout le cercle de faisceaux du pétiole de la feuille végétative.

Baum et Leinfellner (1953) ont aussi expliqué comment des variations d'intensité et de localisation de la croissance rendent compte de la morphologie aberrante de diverses anthères : écartement des deux moitiés de celle-ci, avortement d'une moitié, protubérances dorsales, ventrales ou latérales expliquant les cas d'insertion dorsale ou ventrale du filet et ceux d'anthères hastées. En particulier les anthères équifaciales et extrorses dérivent très normalement d'un primordium pelté ordinaire, qui au cours de son ontogénie voit sa lame ventrale devenir aussi ou plus importante que sa lame dorsale. Il n'y a aucune différence fondamentale entre les trois types d'anthères.

La conception diplophylle de l'anthère ainsi établie a été rejetée par Troll et Weber (1957), mais sans arguments nouveaux. Au contraire, Rohweder (1959) l'a adoptée à la suite d'observations d'étamines phyllodiques de *Barbarea vulgaris* R. Br.

Gavaudan (1959) a adopté également cette conception, et souligné le caractère constant de la transformation diplophylle de l'étamine au cours des virescences expérimentales. Il a remarqué comme Wydler que la diplophyllie apparaît chez *Bergenia* dans les feuilles supérieures, et pensé qu'il s'agit d'un caractère lié à la sexualisation et réalisé de façon constante dans l'étamine. Récemment il a vu que ces feuilles n'apparaissent que si les conditions écophysiologiques sont celles de la floraison. Les rares cas de feuilles diplophylles végétatives semblent alors correspondre à la réalisation hétérotopique et hétérochronique de ce caractère sexuel. On pourrait penser que les phyllomes ancestraux, à la fois végétatifs et sexués, étaient diplophylles, le caractère diplophylle ne s'étant que très rarement conservé dans les phyllomes devenus purement végétatifs (Gavaudan, comm. pers.). Se fondant sur ces conceptions, Dupuy (1963) a aussi vérifié le bien-fondé de l'interprétation diplophylle, et analysé chez *Tropaeolum majus* en particulier les modalités de la virescence de l'étamine, pendant laquelle elle forme souvent des scyphies mérophylles ventrales (voir aussi Leinfellner, 1960 ; Jäger, 1961).

Toutefois Dupuy et Guyot (1965), d'après l'étude de fleurs virescentes d'*Escholtzia californica* Cham. à étamines extrorses, ont conclu que les sacs polliniques dorsaux sont portés par la face dorsale de la feuille. Bien que les auteurs ne l'aient pas clairement précisé, cela entraînerait que l'étamine soit alors hypopeltée, fait sans autres exemples jusqu'à maintenant.

1. L'étamine de Tulipe

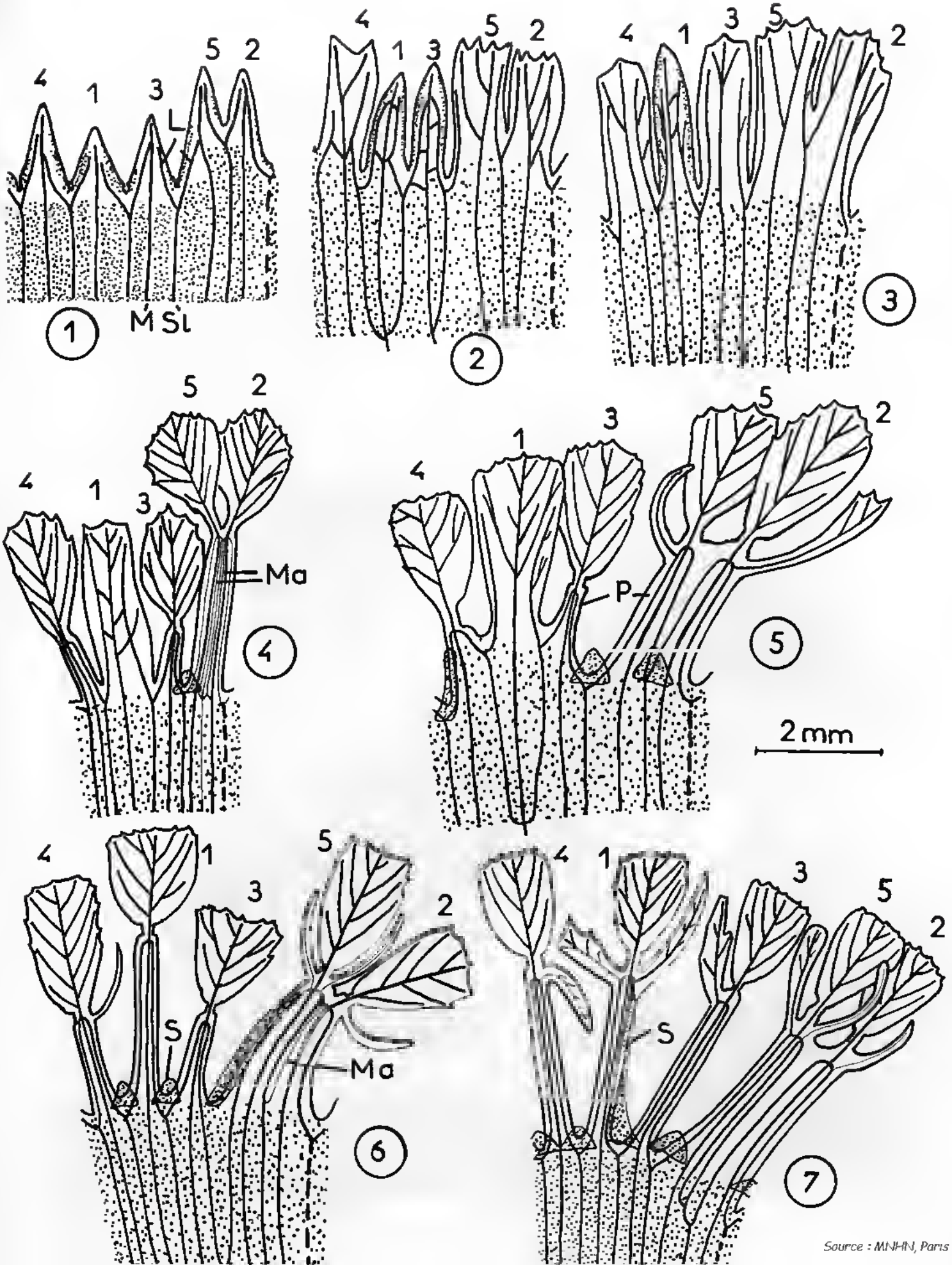
Nous avons utilisé (Guédès, 1965 e) le matériel fourni par les fleurs doubles de Tulipe pour essayer de préciser les homologies de l'étamine de cette plante. L'étamine présente une anthère équifaciale

---

Fig. XXX. — *Trifolium repens*. — *1*. Calice normal fendu et étalé.

2-7. Calices foliarisés fendus et étalés. Sépales numérotés suivant l'ordre quinconcial supposé (voir texte). On voit que le sépale inférieur 1 est dans l'ensemble le moins foliarisé. La phyllodie se manifeste par l'acquisition de dents marginales, le développement des trois faisceaux principaux et de leurs ramcaux, puis la formation d'un pétiole, auquel se limitent bientôt les faisceaux latéraux. Des folioles latérales apparaissent au sommet du pétiole et les faisceaux latéraux les irriguent alors. Les sépales 2 et 5 restent ici unis par leurs pétioles. La région sus-jacente au sinus qui les sépare normalement (*1*) correspond à ce pétiole bivalent. Les latéraux de deux sépales adjacents sont unis en synlatéral dans les calices normaux et phyllodiques, sauf dans le calice *6* entre les sépales 3 et 5. Des faisceaux intermédiaires *Ma* sont apparus en plus des trois faisceaux pétiolaires principaux dans les sépales 2 et 5 des calices *4* et *6*. Les stipules des phyllomes sépalaires commencent à se développer sous forme d'écailles communes à deux pétioles (*4*, *5*, *6*, *7*) et de lamelles longitudinales insérées obliquement sur les pétioles (*6*, *7*). Voir texte. Les régions membraneuses sont figurées en pointillés.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

entourant de toutes parts le sommet aminci du filet (Bernhardi, 1842 ; Schaeppi, 1939 ; fig. XXXIX/13-14). Il s'agit d'un cas particulier d'excroissance de la base de l'anthère, qui dans d'autres étamines se fait seulement dorsalement ou ventralement.

Le filet est le premier affecté par la pétalisation, et forme des lames pétaloïdes dorsale ou ventrale ou les deux à la fois, et alors continues ou non l'une avec l'autre. Le phénomène affecte les deux côtés ou un seul côté de l'étamine (fig. XXXVIII/8-11). Les sacs polliniques dorsaux sont longtemps normaux

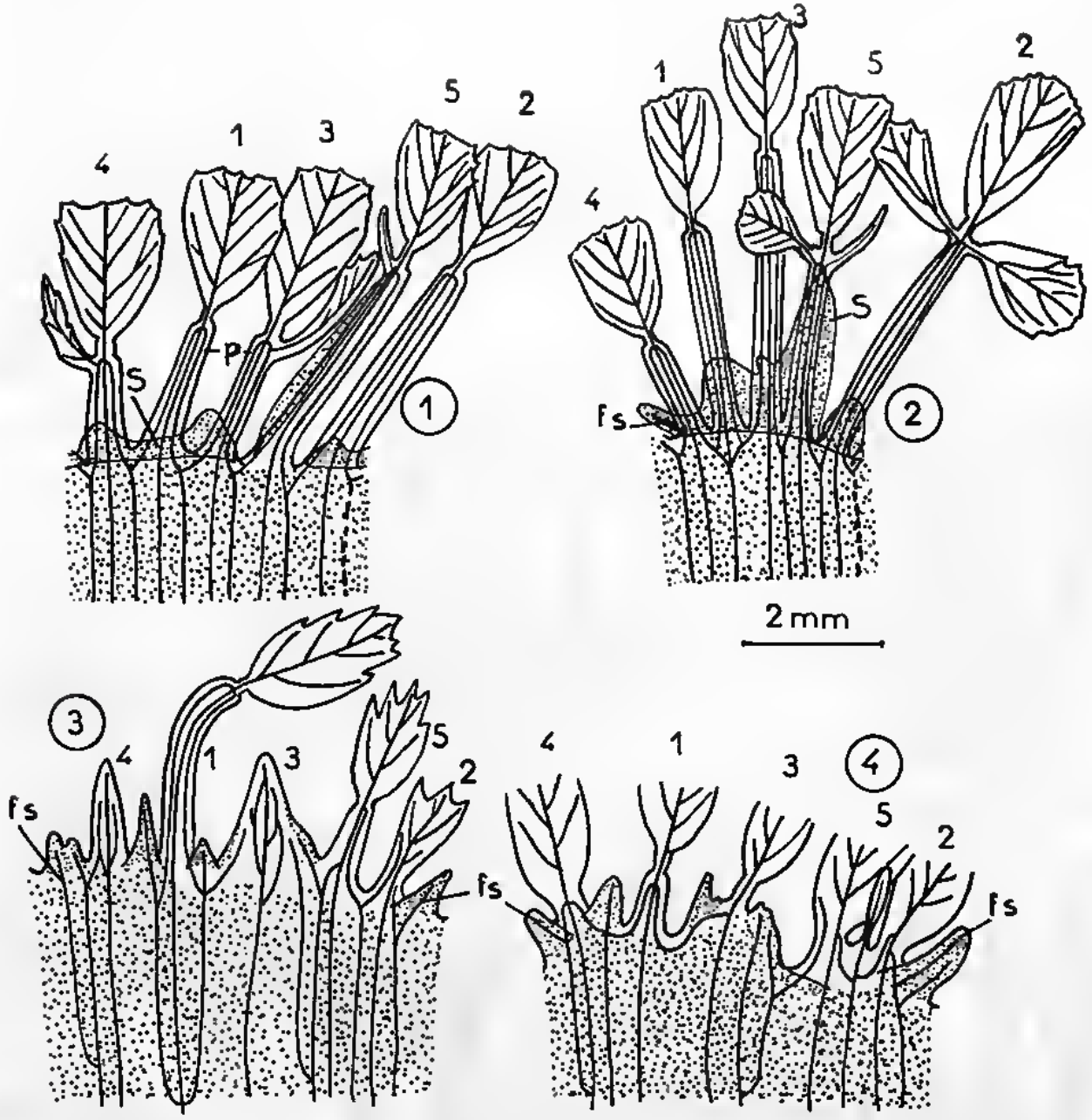


Fig. XXXI. — *Trifolium repens*. — Calices à sépales foliarisés, fendus et étalés. Les sépales sont notés suivant l'ordre quinconcial supposé comme dans la figure précédente. Les pétioles des sépales 2 et 5 sont maintenant séparés en *1*, *2* et *3*. Le sépale 2 du calice *2* a pris la forme d'une feuille trifoliolée typique, mais à base unie à celles de ses voisines. Les membranes stipulaires de plusieurs sépales sont unies en une lame continue en *1* et *2*, celle du sépale 4 en *2* reçoit un faisceau stipulaire du latéral voisin. Les calices *3* et *4* sont irrégulièrement foliarisés. Leurs sépales possèdent des écailles stipulaires munies de faisceaux stipulaires. Dans le cas du calice *3*, c'est le sépale 1 qui est le plus foliarisé.

Source : MNHN, Paris

à leur partie supérieure, mais la pétalisation progresse à partir de leur base (XXXVIII/9 et 11), c'est le type acrothéque de pétalisation (Čelakovský, 1878, 1892, 1898 a et b).

La lame antérieure est fréquemment réduite à un bourrelet en haut duquel se terminent les sacs polliniques ventraux (XXXVIII/11), finalement ceux-ci disparaissent, ainsi que le bourrelet homologue de la lame antérieure au niveau du filet.

La protubérance de l'anthère qui enveloppe l'extrémité du filet à l'état normal, se retrouve du côté fertile dans les étamines pétalisées d'un seul côté (XXXVIII/10) ou vers l'avant lorsque la lame antérieure est représentée par un bourrelet (XXXVIII/11). Elle apparaît de moins en moins lorsque la pétalisation est plus prononcée.

La base du filet présente en coupes transversales un système de faisceaux adaxiaux inversés (fig. XXXIX/1). Si les quatre marges sont apparentes à ce niveau, les deux systèmes sont sans rapport l'un avec l'autre. Si les lames dorsale et ventrale sont continues d'un côté, comme en XXXVIII/9, les deux systèmes vasculaires sont corrélativement en continuité (XXXIX/8).

La série de figures XXXIX/2-6 correspond à une étamine où la lame antérieure est très réduite, mais cependant pollinifère, de sorte que l'anthère est normale. Dans les figures XXXIX/9-12, on voit que le filet est à la fois diplophylle et pétaloïde. A la base de l'anthère, les sacs polliniques sont encore protubérants par paires, ventralement et dorsalement ; ils forment ainsi deux petites cavités médio-ventrale et médio-dorsale en cul-de-sac au sommet du filet pétaloïde (XXXIX/11-12).

La structure diplophylle de l'étamine est donc bien mise en évidence dans ce cas également. Le tépale correspond à la seule lame postérieure de l'étamine. Il apparaît un faisceau latéral de chaque côté, délimitant une *vitta* (réduite à sa moitié gauche en XXXVIII/10), et des faisceaux latéraux 2, 3, 4 et 2′, 3′, 4′. Il n'y a aucun indice de diplophyllie dans le tépale normal.

2. Homologies de l'étamine et de la feuille végétative

Le filet semble correspondre au pétiole de la feuille végétative et l'anthère à son limbe ou à une partie de celui-ci. Goebel (1932) pensait que puisque le pétiole n'existe souvent déjà plus dans les bractées, il n'était pas possible d'admettre l'homologie du filet staminal avec un pétiole. L'étamine résulterait de la transformation de tout un primordium de phyllome, sans que sa partie inférieure puisse être comparée au pétiole. Baum (1949) a admis cette façon de voir et insisté sur le fait que la peltation peut affecter des régions variables d'une ébauche. Il n'est pas nécessaire, disait-elle, que la zone transverse de l'étamine soit située de la même façon que celle de la feuille végétative. Cependant Leinfellner (1956 c) met en parallèle le filet de l'anthère avec le pétiole unifacial de la feuille diplophylle de *Bergenia subciliata*, le limbe étant l'anthère et la base se retrouvant aussi dans certaines étamines munies de stipules médianes, comme nous l'avons dit.

Effectivement si les foliarisations d'étamines ont été rarement étudiées, certains cas connus (Müller, 1857, chez l'Euphorbiacée *Jatropha pohliana* Müll. ; Čelakovský, 1878, chez *Dictamnus albus* L. ; Jäger, 1961 et Dupuy, 1963 chez *Tropaeolum majus*) semblent montrer la transformation du filet en pétiole de la feuille.

Cas de Merremia angustifolia

Chez *Merremia angustifolia*, nous avons observé la correspondance entre le filet et le limbe (fig. XXIII/20-22). L'étamine perd d'abord au cours de la foliarisation les appendices de l'anthère situés sous l'insertion du filet (XXIII/20), puis le filet s'élargit et quatre marges apparaissent latéralement ; il est devenu diplophylle (XXIII/21), mais c'est à la base de l'anthère que se forment les dents qui marquent la base du limbe dans la feuille végétative. Les sacs polliniques sont alors réduits à des bourrelets stériles. Une telle étamine ne comporte encore que le seul faisceau médian. Les intermédiaires à structure plus proche de celle de la feuille nous ont manqué. Sans doute pourra-t-on observer la disparition de la lame antérieure tant au niveau de l'anthère que du filet (pétiole). Nous avons seulement trouvé des étamines très foliarisées (XXIII/18-19) où la lame dorsale a pris la forme d'une petite feuille végétative (dans laquelle les faisceaux latéraux 1 et 1′ sont plus longs toutefois qu'à l'état normal). La lame antérieure ne forme plus qu'une sorte de scyphie située dans la région médiane supé-

Source : MNHN, Paris

rieure et souvent dépourvue de paroi du côté de la pointe de la lame postérieure (XXIII/18). Il arrive que dans une étamine du type de celle figurée en XXIII/21, les dents basales de l'anthère soient situées nettement plus bas d'un côté que de l'autre. Ces morphoses sont très comparables à celles étudiées par Čelakovský (1878), au cours de la virescence de l'étamine de *Dictamnus albus*. Dans certains cas, l'étamine de *Merremia* se transforme en une lame foliacée pétiolée qui ne prend pas la forme de la feuille végétative (XXIII/17) et peut posséder des marges pétaloïdes. La région du faisceau médian présente alors une ou deux languettes représentant la lame antérieure ; ces languettes se prolongent jusqu'au niveau d'insertion de la feuille ; le pétiole, mal différencié est donc aussi diplophylle. Dans quelques cas (fig. XXIV/1-2), le faisceau médian se divise dans la région supérieure, et il semble que les deux moitiés du limbe tendent à se séparer. Chaque lobe antérieur serait alors en continuité avec le demi-limbe postérieur du même côté, et l'on obtiendrait deux limbes situés dos à dos. C'est ce que Müller (1857) a décrit chez *Jatropha pohliana*. Čelakovský (1884 b) avait trouvé des faits de ce genre dans une feuille végétative d'un *Hieracium*, et cela lui avait inspiré une théorie erronée d'explication de la structure diplophylle, fondée sur la notion d'une « dichotomie interne » de la feuille. Certaines feuilles diplophylles de *Bergenia* montrent aussi le début au moins d'un tel phénomène.

Il serait prématuré d'affirmer que le filet est toujours homologue du pétiole. Il existe des étamines à long filet dans des plantes où les feuilles n'ont pas de pétiole différencié. Il est très possible qu'alors le filet soit homologue de la région inférieure du limbe. Le même problème va se poser lors de la comparaison de l'étamine et du pétale. Mais les documents sont alors plus abondants.

3. Homologies de l'étamine et du pétale

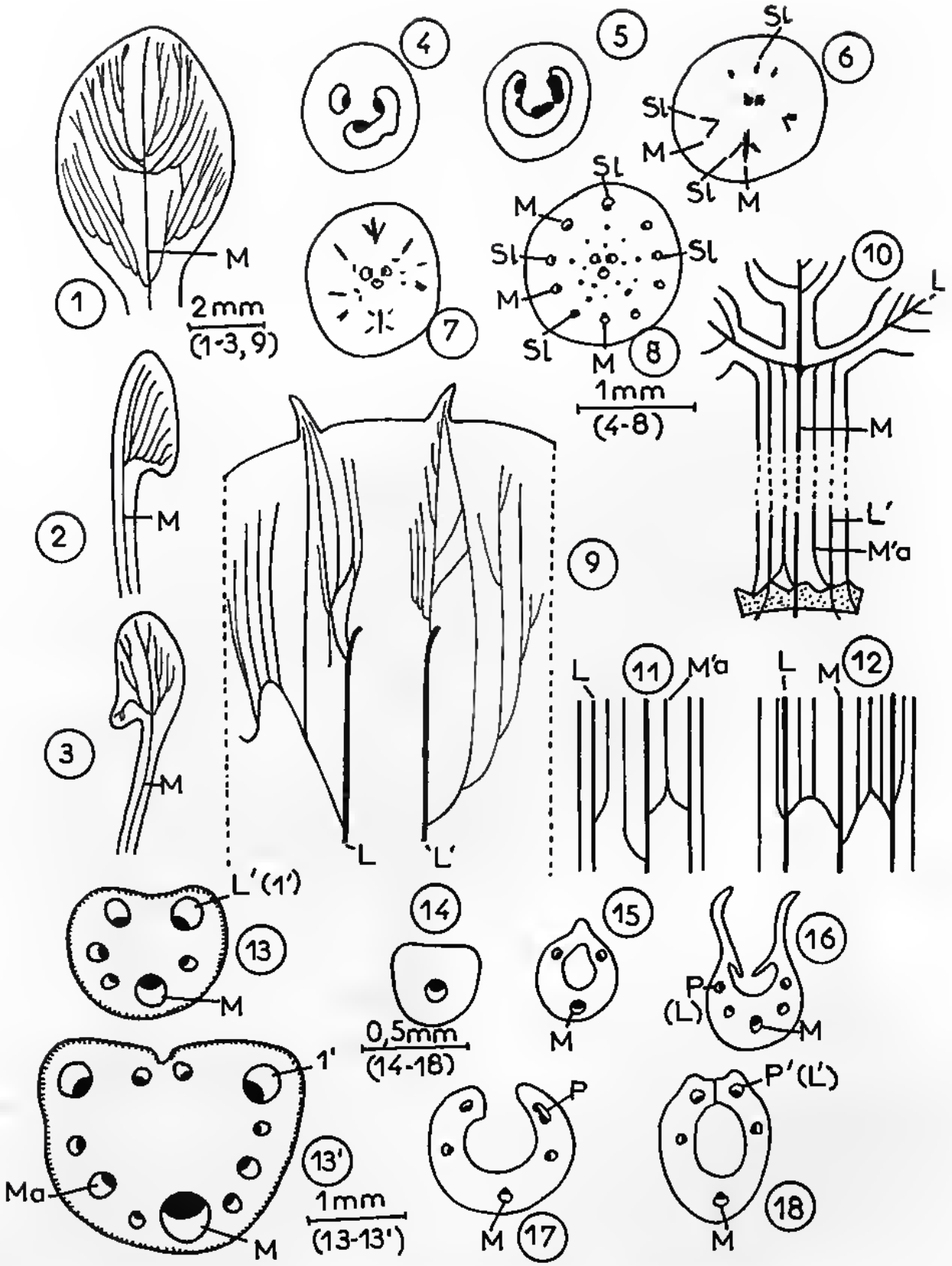
Dans les étamines pétaloïdes, on observe que la pétalisation s'étend au filet, comme dans les virescences de *Merremia*. Le filet normalement unifacial et massif, devient souvent creux, comme nous l'avons vu chez *Narcissus*, et finalement diplophylle. Les lobes de la lame interne peuvent être bien développés (cas de *Prunus paniculata*, fig. XXV/5), mais ils disparaissent finalement, à moins que le pétale ne soit aussi pelté-diplophylle (cas de *Ranunculus auricomus* par exemple, Baum, 1952 a ; Slavikova, 1965).

Lorsque le pétale présente un onglet bien différencié, on peut penser que le filet staminal se transformera en onglet au cours de la pétalisation. C'est ce qui se passe chez *Tropaeolum majus*. Mais il ne semble pas que le filet corresponde toujours à l'ensemble de l'onglet, ou réciproquement.

Chez *Prunus paniculata* par exemple (Guédès, 1966 e ; fig. XXV/3), l'un des tout premiers stades de la pétalisation consiste en l'adjonction au-dessus de l'anthère d'un appendice pétaloïde formé

Fig. XXXII. — *Trifolium repens*. — *1*. Vascularisation de l'étendard.
2. Vascularisation d'un pétale de la carène.
3. Vascularisation d'une aile.
4-8. Coupes transversales dans le réceptacle d'une fleur normale. Les dix faisceaux du calice sont unis en six faisceaux (*6*). Un faisceau central se divise en trois faisceaux carpellaires.
9. Vascularisation de la stipule médiane d'une feuille normale. Vue dorsale après ablation du pétiole, où se rendent les faisceaux latéraux.
10. Vascularisation du pétiole et de la région d'insertion des folioles d'une petite feuille.
11-12. Autres cas de vascularisation du pétiole au niveau d'insertion de la stipule médiane. Deux intermédiaires entre le médian et chaque latéral en *11* à gauche, un à droite, trois à droite et deux à gauche en *12*. Rameau distal (en fait ventral) à chaque latéral dans ce dernier cas.
13. Coupe dans le pétiole d'une petite feuille. *13'*. Coupe dans le pétiole d'une grande feuille, trois intermédiaires entre le médian et les latéraux et rameaux distaux (ventraux) de ceux-ci. Les hachures indiquent l'épiderme à cuticule plissée qui semble indiquer la face morphologiquement dorsale.
14-18. Coupes dans un carpelle foliarisé. *14*. Région inférieure à un seul faisceau.
15. Émission des deux latéraux. Union congénitale des marges.
16. Région de la stipule médiane. Séparation des marges.
17. Région ouverte.
18. Région supérieure, marges soudées post-génitalement.
Voir fig. XXXIII/*3*, vue externe d'un tel carpelle.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

d'abord par les deux lames de l'anthère. Cet appendice est incorporé dans le pétale qui comprend donc une région sus-jacente à l'anthère. Comme l'ont souligné GAVAUDAN et DUPUY (1965), cette région semble correspondre à celle qui forme le style ou une grande partie de celui-ci dans le carpelle ; un cas unique de stamino-carpelle pétaloïde que nous avons observé est en accord avec cette interprétation (GUÉDÈS, 1966 e ; fig. XXV/4). Chez *Rosa chinensis* JACQ. var. *viridiflora* DIPP., *Camellia japonica* L. (ČELAKOVSKÝ, 1878), ainsi que chez *Ranunculus neapolitanus* TEN., *Orthostemon sellowianus* BERG. et *Rosa caryophyllacea* (BAUM, 1952 b), il semble aussi qu'une région soit surajoutée au-dessus de celle correspondant à l'anthère dans le pétale.

De même, il est possible que le pétale même unguiculé « utilise » pour former la base de son limbe une zone correspondant à la région supérieure du filet de l'étamine. Nous allons voir que cette incorporation du filet est sûre dans le cas de certains carpelles. C'est probablement le cas du tépale de Narcisse comme nous l'avons dit. Le pétale non unguiculé enfin utilise pour former la base de sa lame une région homologue du filet staminal.

4. LES ÉTAMINES EXTRORSES D'*ESCHOLTZIA CALIFORNICA*

A la suite de la publication de DUPUY et GUYOT (1965), nous avons cherché à savoir si l'étude des étamines pétaloïdes d'une variété horticole d'*Escholtzia* pourrait permettre de décider entre l'interprétation de ces auteurs et celle de BAUM et LEINFELLNER (GUÉDÈS, 1965 f).

Dans une étamine pétaloïde, on voit d'abord la lame postérieure prendre une importance prépondérante : l'étamine devient introrse, le filet peut commencer à produire une lame pétaloïde (fig. XXXVIII/1). La pétalisation devient importante au niveau de la lame postérieure qui devient vite stérile, comme dans les autres étamines (fig. XXXVIII/2-4). Elle peut être unilatérale (XXXVIII/4). Les sacs polliniques antérieurs subsistent sur la région médio-dorsale de la lame postérieure, ou sont remplacés par une languette pétaloïde peu développée (XXXVIII/2). Une étamine pétaloïde, stérile, met parfaitement en évidence la structure diplophylle ordinaire (XXXVIII/3), semblable à celle des étamines de *Prunus triloba* LINDL. par exemple (BAUM, 1952 b).

Si l'étamine extrorse était hypopeltée, la lame fondamentale correspondant à celle de la feuille serait la lame ventrale, et on devrait s'attendre à ce qu'elle fournisse la lame du pétale. En fait, elle disparaît, la lame pétalaire étant fournie par la lame staminale dorsale, comme dans les étamines introrses. Ceci semble parfaitement en accord avec la conception de BAUM et LEINFELLNER.

Nous avons remarqué que le faisceau médian, même dans une étamine pétaloïde, tend à être concentrique (fig. XXXVIII/7). Si cette structure était l'indice d'une nature multiple, on devrait s'attendre à ce qu'il se dissocie en ses constituants. En fait (XXXVIII/6), des faisceaux latéraux surajoutés apparaissent près de lui. D'autre part, ce faisceau n'est pas totalement concentrique, les plages libériennes laissent un espace ventral libre ; par conséquent, on ne peut admettre qu'il représente l'union des

---

FIG. XXXIII. — *Trifolium repens*. — *1.* Carpelle normal, vue latérale.

2. Coupe longitudinale du carpelle normal. Très court « gynophore ».

3. Carpelle virescent, longue région pétiolaire inférieure close enveloppant l'apex floral et terminée par une stipule médiane. Style réduit à un moignon. Languettes ovulaires aux marges de la paroi carpellaire. Voir coupes fig. XXXII/*14-18*.

4. Carpelle plus fortement foliarisé, lame plane, marges membraneuses de la région inférieure unies en bas seulement. Stipule médiane imparfaite. Deux ovules sont réduits à des dents, un autre est en forme de foliole.

5. Carpelle foliarisé à lame plane, mais région pétiolaire close. Quatre ovules représentés par des dents.

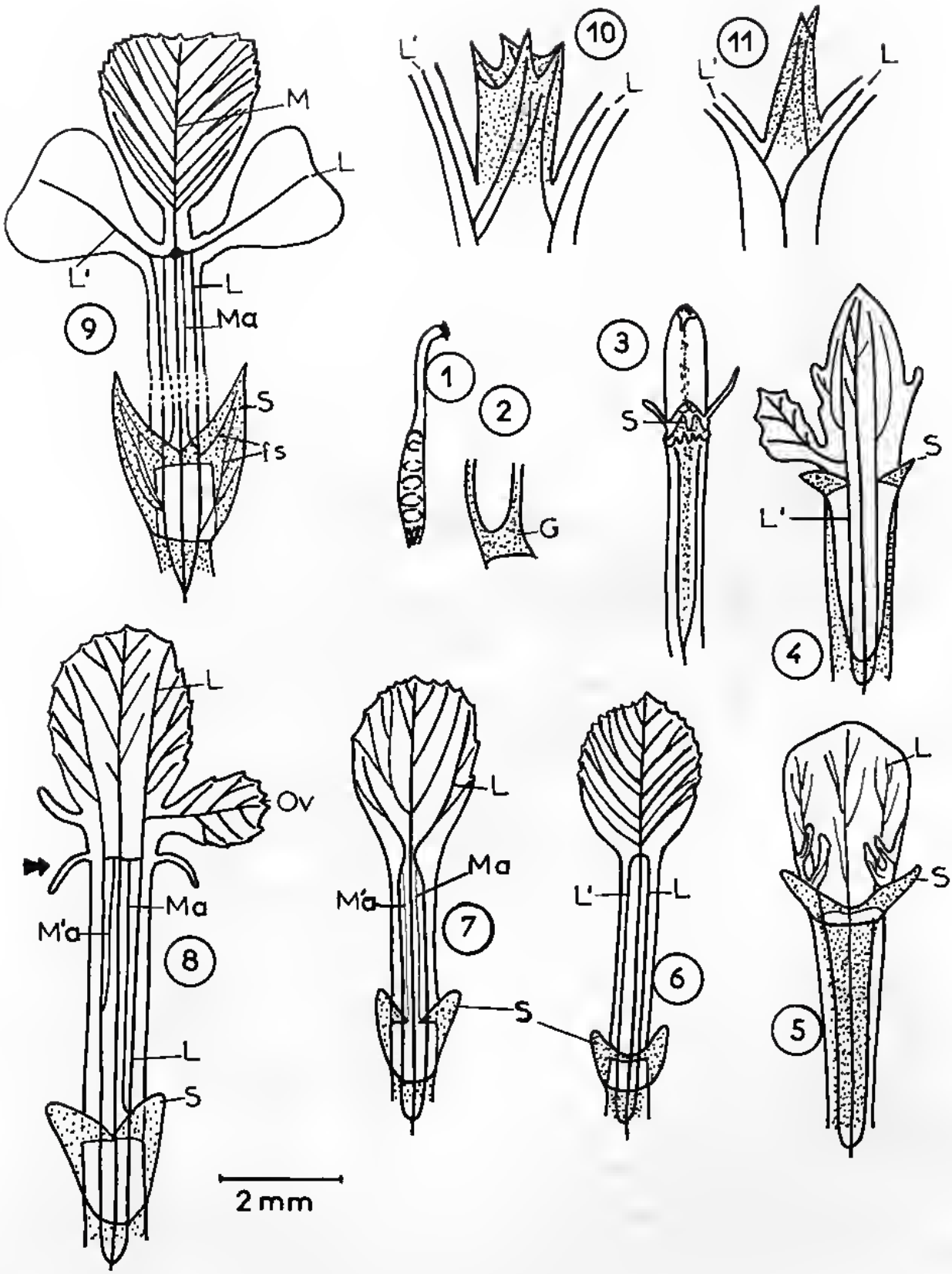
6-7. Carpelles en forme de feuilles unifoliolées. Stipule médiane parfaite (*6*) ou imparfaite (*7*), à la limite inférieure du pétiole, comme dans la feuille. En *7*, les latéraux se rapprochent du médian à la base du limbe, puis s'en écartent. En *6*, ils s'anastomosent au médian à la base du limbe, dans lequel ils ne pénètrent pas. Rameaux *Ma* et *M'a* présents en *7*.

8. Carpelle foliarisé à pétiole muni de faisceaux *Ma* et *M'a* et à limbe recevant encore les trois faisceaux principaux. Latéraux anastomosés au médian à la base du limbe. Ovules en forme de folioles ou d'appendices non vascularisés (flèche).

9. Carpelle foliarisé en forme de feuille trifoliolée, avec stipule médiane vascularisée et deux faisceaux intermédiaires dans le pétiole.

10-11. Union des régions stipulaires de deux carpelles foliarisés dans des fleurs phyllodiques. Vue latérale.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

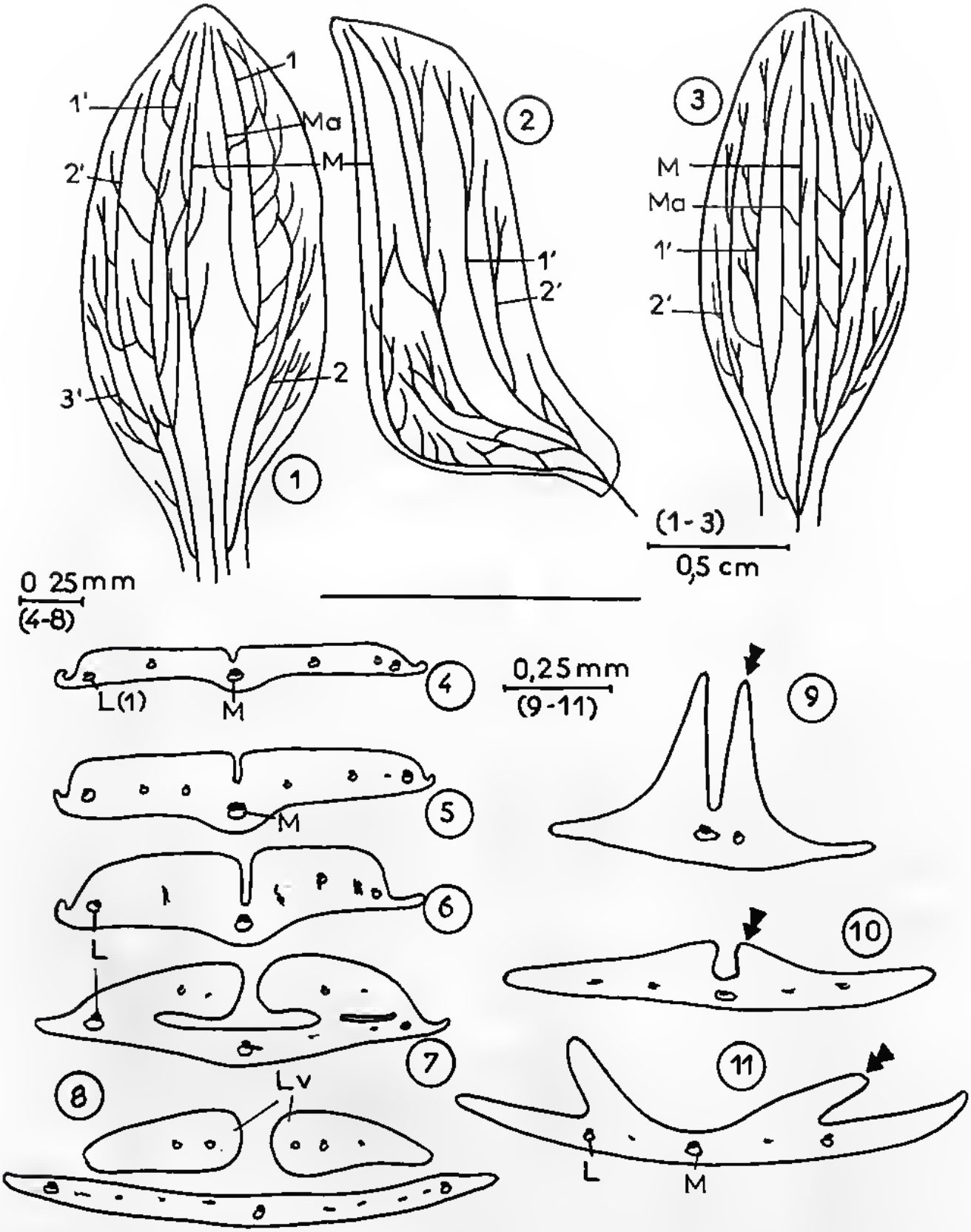


Fig. XXXIV. — *1-3. Aquilegia vulgaris.* — *1.* Sépale subnormal d'une fleur à gynécée phyllodique.

2. Pétale virescent d'une telle fleur, vu de côté, montrant la réduction de l'éperon. Lire 2′ au lieu de 1′, 1′ étant le faisceau longitudinal plus proche du médian.

3. Pétale virescent ne montrant plus trace d'éperon. Noter en *1* et *3* l'existence du rameau *Ma* qui correspond probablement au faisceau qui dans la feuille irrigue les lobes latéraux de la foliole terminale.

4-8. Lychnis coronaria. — Coupes transversales dans l'onglet du pétale (*4*) et dans la région d'insertion des écailles ligulaires (*5-8*).

9-11. Saponaria officinalis. — Coupes dans l'onglet du pétale, dans ses régions inférieure (*9*), moyenne (*10*) et supérieure (*11*).

Les flèches indiquent les marges vraies dans l'interprétation de Leinfellner. Voir texte.

Source : MNHN, Paris

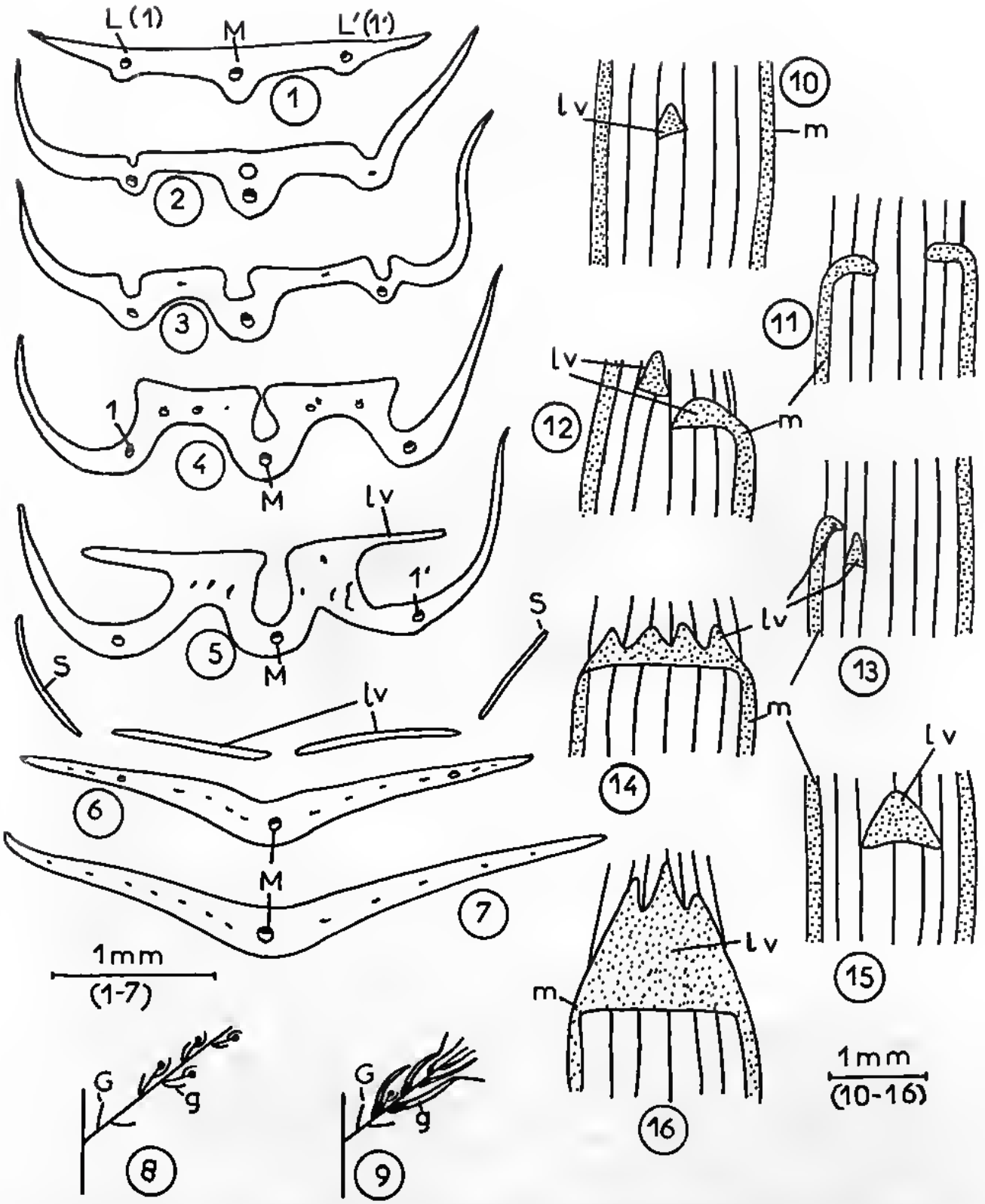


Fig. XXXV. — *1-7. Silene alba.* — Coupes transversales dans l'onglet du pétale (*1*), dans la région d'insertion des formations ligulaires (*2-6*) et dans le limbe (*7*). La lame du pétale se déprime vers l'avant à la base des écailles (*3-5*), mais ces dépressions sont légères, dans le cas général et les écailles ne sont pas creuses. Comparer à la figure XXIV/*7 d-e*.

8-16. Poa bulbosa var. *vivipara.* — *8.* Schéma d'un épillet normal.

9. Schéma d'un épillet vivipare. Glumes non modifiées, glumelles inférieures foliarisées, fleurs réduites (en bas) ou manquantes (en haut). Région d'insertion des glumelles foliarisées bulbeuse, comme la base des gaines des feuilles végétatives.

10-16. Modalités de la formation de la ligule dans des glumelles foliarisées. Celle-ci apparaît sous forme d'une ou plusieurs écailles ventrales unies ou non aux bords aux régions membraneuses distales de la gaine. Lorsque cette union a lieu, ces régions membraneuses ne se prolongent pas au-delà de la ligule (*11*, *12* à droite, *13* à gauche, *14*, *16*). Elles se poursuivent tout le long du phyllome si la ou les écailles ligulaires restent séparées d'elles (*10*, *12* à gauche, *13* à droite, *15*).

Société NATHAN, Paris

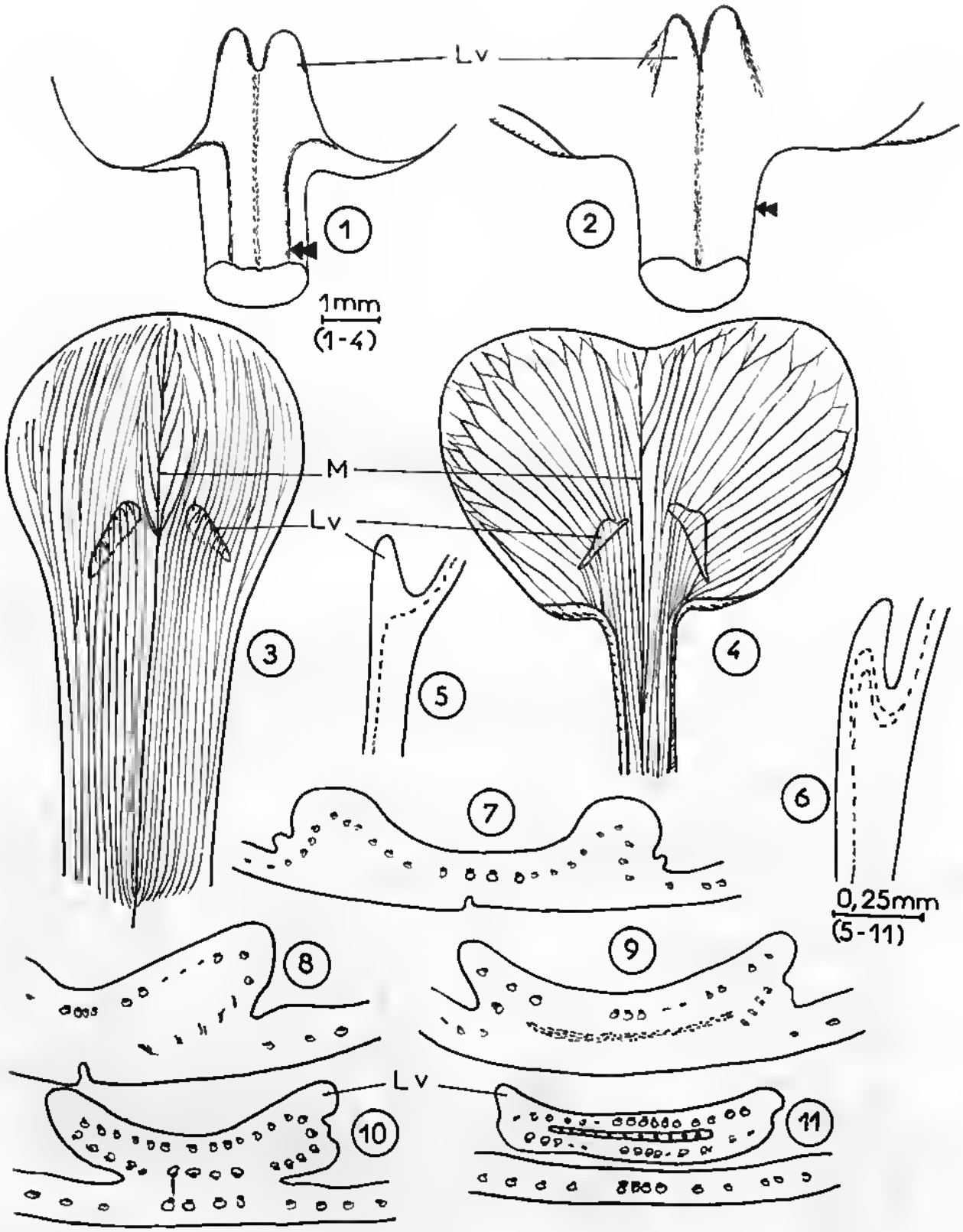


Fig. XXXVI. — *1. Wisteria floribunda.* — Onglet et base du limbe de l'étendard.

2. Wisteria sinensis. — Onglet et base du limbe de l'étendard. Les flèches indiquent les marges vraies se poursuivant sur l'onglet sans avoir de rapport avec celles des appendices ventraux.

3. Lathyrus pratensis. — Étendard montrant la présence, à la base du limbe mal défini, de deux éperons creux internes s'ouvrant dorsalement, dans lesquels les faisceaux latéraux font un détour.

4. Wisteria frutescens. — Étendard. La base du limbe présente deux lamelles minces insérées obliquement et séparées l'une de l'autre.

5. Wisteria sinensis. — Coupe longitudinale dans la région de l'insertion des appendices ventraux de l'étendard. Les faisceaux forment un simple plateau avant de passer dans le limbe.

6-11. Wisteria floribunda. — *6.* Coupe longitudinale dans la région des appendices ventraux, les faisceaux de l'onglet montent dans la partie ventrale de l'appendice, surtout les latéraux, redescendent, puis passent dans le limbe.

7-11. Coupes transversales à l'endroit de l'insertion des appendices ventraux de l'étendard, montrant le parcours des faisceaux. L'appendice présente une cavité virtuelle à sa base (*11*).

Source : MNHN, Paris

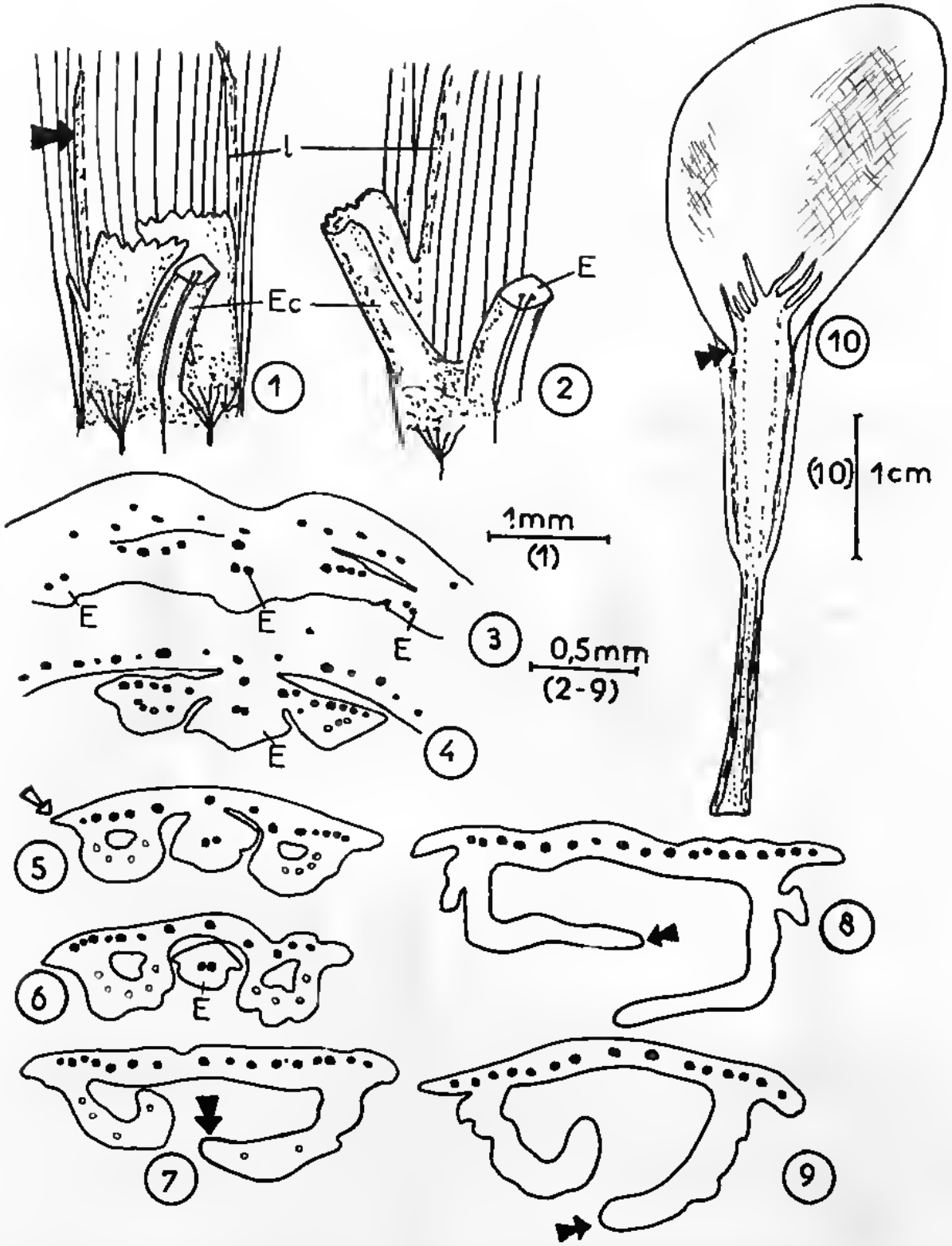


FIG. XXXVII. — *1-9. Billbergia nutans.* — *1.* Vue ventrale de la base d'un pétale et de l'insertion de l'étamine entre les deux écailles nectarifères. Noter l'existence de languettes longitudinales *l* (flèches).

2. Détail d'une des écailles montrant la prolongation de sa marge distale en une languette longitudinale.

3-9. Coupes transversales dans la base du pétale. Les régions inférieures des languettes nectarifères forment deux cavités closes (*5-6*), dont les parois antérieures présentent des faisceaux sans bois. La marge apparente de l'organe à ce niveau est probablement une fausse marge (flèche blanche en *5*). L'ouverture des deux cavités nectarifères sur leur bord interne (*7-9*) libère probablement la marge vraie du pétale (flèche noire). On ne peut dire si l'espace compris dans la région médiane, entre les parois des deux cavités (*5-6*) et auquel est adnée l'étamine, est uni- ou bifacial. Noter que l'étamine montre une division de son faisceau médian à son extrême base.

10. Nerium oleander. — Pétale d'une fleur double, à onglet isolé dans sa région supérieure dilatée. Noter que la marge de l'onglet est continue avec celle des appendices ventraux (flèche), ce qui indique l'unifacialité de l'onglet.

Source : MNHN, Paris

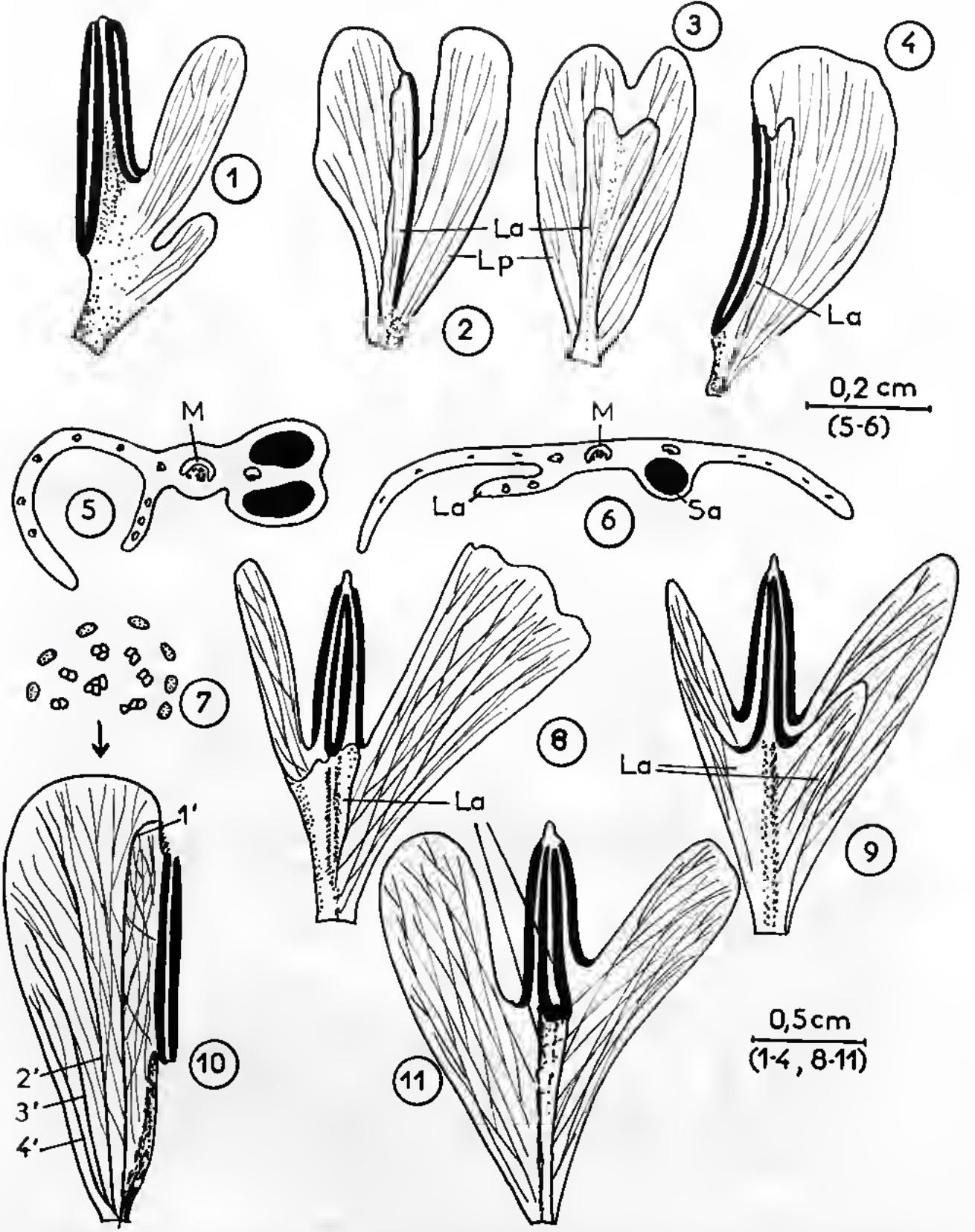


Fig. XXXVIII. — *Escholtzia californica.* — *1-4.* Étamines pétaloïdes de fleurs doubles, vues ventrales. En *1* et *4*, pièces pétaloïdes d'un côté ; pièces pétaloïdes des deux côtés en *2* et *3*. Lame antérieure pollinifère d'un côté en *2*, stérile en *3*.

5-6. Coupes transversales dans deux étamines pétaloïdes. Un faisceau latéral est différencié du côté pollinifère en *5*, des deux côtés en *6*. Lame antérieure munie de faisceaux inversés normaux si elle est pétaloïde.

7. Détail du faisceau médian, plusieurs plages libériennes (pointillées) et ligneuses. La flèche indique la direction de l'axe de la fleur.

Malgré la morphologie extrorse la lame postérieure prend très normalement une importance prépondérante et forme le pétale lors de la pétalisation.

8-11. Tulipa gesneriana. — Étamines pétaloïdes de fleurs doubles modifiées des deux côtés en *8*, *9* et *11*, d'un seul côté en *10*. Lame antérieure continue avec la lame postérieure d'un côté en *8* et *9*, formant une languette libre de l'autre côté. Elle manque totalement du côté pétaloïde en *10*.

Source : MNHN, Paris

En *10*, faisceaux latéraux du demi-étamine bien visibles ; comparer à la figure VII/1.

faisceaux médian (dorso-médian) et ventro-médian. Le plus simple est de considérer que la multiplication des plages ligneuses et libériennes est ici sans rapport avec l'unifacialité ou la nature multiple du faisceau. Nous avons d'ailleurs constaté un phénomène identique dans le limbe bifacial du pétale de *Dianthus caryophyllus* L. (Guédès, 1965 b) et Leinfellner (1956 c) a admis la possibilité d'une telle structure sans lien avec l'unifacialité ou la nature multiple du faisceau.

Čelakovský (1878) avait étudié la pétalisation de l'étamine équifaciale et ventrifixe de *Camellia japonica*. Au cours de la pétalisation, cette étamine acquiert une morphologie extrorse, mais d'après Čelakovský, la face externe serait dans ce cas physiologiquement ventrale, le pétale reprenant la disposition normale des faces ventrale et dorsale. Ceci proviendrait de ce que chacune des nombreuses étamines serait une foliole (*Teilblattsche*) de l'une des cinq étamines fondamentales. Les folioles de chaque étamine fondamentale seraient disposées en cycles concentriques autour d'un axe idéal, ce qui apparaîtrait dans un cas tératologique. De ce fait, la partie des cycles située vers l'extérieur de la fleur a des étamines orientées normalement, la partie située vers l'intérieur les a inversement orientées. Si seule cette dernière partie existe, les étamines foliolaires apparaissent orientées inversement. Dans le cas d'*Escholtzia*, il semble bien (Murbeck, 1912) que les étamines représentent également des divisions congénitales de quatre primordiums staminaux fondamentaux, mais l'explication de Čelakovský ne peut s'appliquer. Toutes les étamines issues de la division d'une étamine primordiale sont en effet orientées de la même façon par rapport à la fleur : leur lame ventrale est bien du côté ventral, mais se développe fortement au détriment de la lame dorsale.

5. Homologies de l'étamine et du carpelle. Les stamino-carpelles

Les homologies entre étamine et carpelle sont à première vue très difficiles à préciser. Il s'agit de deux phyllomes extrêmement différents. Pourtant les intermédiaires entre ces deux structures ne sont pas très rares. Dès 1837, Mohl utilisait les stamino-carpelles de *Sempervivum tectorum*, *Papaver orientale* L. et *Chamaerops humilis* L. pour tenter d'éclaircir la signification de l'étamine. Čelakovský (1898) s'est intéressé à de tels intermédiaires chez *Tulipa gesneriana*. On en a décrit avec assez de détails chez *Begonia* (Müller, 1870), *Salix* (Rainio, 1926) et surtout *Tofieldia calyculata* Wahlenb. (Leinfellner, 1962). Les traités de tératologie mentionnent bien d'autres cas, mais les pièces en question n'ont pas fait l'objet d'études détaillées.

Le stamino-carpelle va évidemment mettre en évidence la structure diplophylle de l'étamine. Chez les stamino-carpelles de *Tofieldia*, Leinfellner (1962) a vu la séparation de deux lobes constituant la lame antérieure. Ceux-ci ne sont plus unis médio-ventralement l'un à l'autre (non-fonctionnement de la zone transverse dans sa région exactement médiane) et les marges ainsi libérées forment les ovules, ce sont les marges carpellaires. Inversement, ces deux lobes confluent avec la lame postérieure pour former la lame carpellaire, qui correspond donc à l'ensemble de la lame antérieure et de la lame postérieure de l'étamine. Le filet se réduit beaucoup et devient presque nul dans le carpelle. Le style est surajouté au-dessus de l'anthère, il n'a pas d'homologue dans celle-ci. Ce type de transformation correspond à ce que nous avons nommé le « *type* Tofieldia » de stamino-carpelle (Guédès, 1965 d), dans lequel la lame carpellaire correspond à l'ensemble des deux lames de l'anthère.

Nous avons étudié les stamino-carpelles de *Sempervivum tectorum* (Guédès et Dupuy, 1963), *Tulipa gesneriana* (Guédès, 1966 c), *Veronica subsessilis* Miqu. (Guédès, 1968 e), *Papaver orientale* L. (Guédès, 1969 c) et *Salix Xblanda* (Guédès, 1972 c).

a. *Cas de* Sempervivum tectorum

Chez *Sempervivum tectorum* (fig. XL-XLI), nous avons vu que la carpellisation de l'anthère se manifeste par la réduction du filet, l'élargissement du connectif, avec mise en évidence de la structure diplophylle de l'anthère, confirmée par l'étude anatomique (XLI/7-21), l'apparition au-dessus de cette dernière du style du carpelle, la réduction puis la disparition de la lame antérieure et l'hypertrophie au contraire de la lame postérieure qui se développe fortement au-dessous de la région anthérale normale et qui forme finalement la lame carpellaire ovulifère. Les ovules ne sont pas formés au niveau

Source : MNHN, Paris

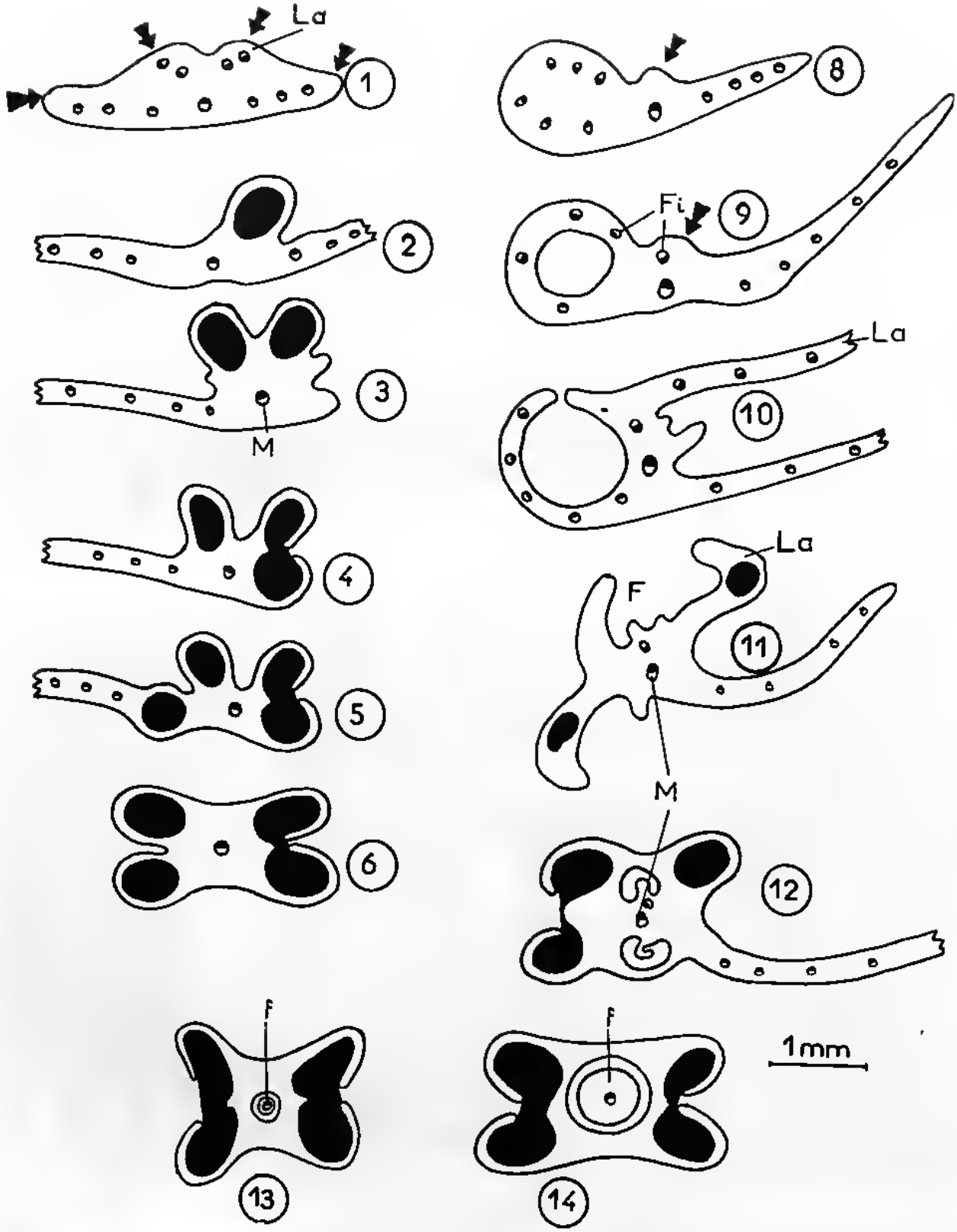


Fig. XXXIX.—*Tulipa gesneriana.*—*1-12.* Coupes transversales dans deux étamines pétaloïdes. *1-6.* Étamine dont la lame antérieure est réduite à un bourrelet dans la région stérile. Noter qu'elle reçoit des faisceaux inversés. Les flèches indiquent les marges vraies du phyllome diplophylle qui se garnissent chacune plus haut d'un sac pollinique.

8-12. Étamine à lame antérieure pétaloïde, dans la région stérile, et continue d'un côté avec la lame postérieure (*8-9*). Elle forme une languette libre à vascularisation inversée de l'autre côté (*10*). A la base de l'anthère, les quatre lobes formant les lames antérieure et postérieure deviennent pollinifères et s'unissent en avant et en arrière de la région médiane, délimitant deux cavités (*11-12*), ce qui correspond à la protubérance de l'anthère autour du filet dans l'étamine normale.

13-14. D'après Schaeppi (1939). Étamine normale. Coupes transversales dans la région supérieure du filet, enveloppée par la base de l'anthère. *13.* Coupe située au-dessus de la coupe *14.*

Source : MNHN, Paris

pollinifère, mais en dessous de la région des sacs polliniques. Cette région se trouve, dans le carpelle normal, dans la zone de passage de l'ovaire au style.

Dans les stamino-carpelles où la lame antérieure est encore bien développée, elle est souvent ovulifère (XL/13-14, ces morphoses sont les plus communes), les ovules sont formés sur une membrane placentaire très distincte de la paroi carpellaire et bien plus mince, tout à fait semblable à celle du carpelle normal. Dans certains cas, malgré l'adjonction d'une région ovulifère sous-jacente à l'anthère, la limite du filet est encore très nette (XL/11), mais le plus souvent, le passage de l'anthère féminisée au filet est tout à fait graduel. Cette région de passage est creusée de deux cavités longitudinales (XLI/13) comparables à celles que nous avons vues dans l'étamine pétaloïde de Narcisse.

Nous avions d'abord admis que le filet disparaît et qu'une région surajoutée se forme à la base de l'anthère, sous la région pollinifère (Guédès et Dupuy, 1963). En fait, il est aussi juste de dire que la région supérieure du filet est incorporée à l'anthère sous forme fertile diplophylle d'abord, simple ensuite. La région du filet non incorporée à l'anthère féminisée disparaît dans le carpelle.

Un carpelle encore diplophylle est figuré en XL/16. On voit que sa région (lame) antérieure est de consistance différente de celle de la lame dorsale. Il s'agit d'une membrane mince de même texture que la membrane placentaire. Par ailleurs, les bords qui limitent la cavité de l'organe dans la région supérieure se prolongent sur la lame dorsale (flèches, voir aussi fig. XLI/14-15). Ces bords ne sont donc à ce niveau que de fausses marges. Effectivement comme nous le verrons à propos du carpelle, la marge vraie de l'organe est celle de la lame placentaire, porteuse d'une rangée d'ovules, le bourrelet de la paroi à la « racine » de la lame placentaire ne saurait être qu'une fausse marge. Dans la région non munie de placenta, la marge doit être située le long du bord interne du bourrelet, comme dans les feuilles végétatives de *Ginkgo* ou d'Aristoloche.

Dans ce stamino-carpelle, la lame antérieure est réduite, au-dessus de la région ovulifère, à un simple bourrelet médian (voir aussi fig. XLI/20-21), non vascularisé et en continuité avec la région antérieure membraneuse dont nous avons parlé. Mais dans d'autres cas (XLI/17) (1), cette continuité n'existe plus. Le phyllome présente une région peltée basale munie d'un petit bourrelet médio-ventral à l'intérieur de sa cavité unique (XLI/18), c'est ce bourrelet qui se prolonge par celui de la région supérieure (XLI/20). Cette séparation de la lame antérieure en deux éléments est tout à fait comparable à la formation d'une scyphie mériphylle ventrale par une étamine de pétaloïde de Narcisse (fig. XX/5) ou de Capucine (voir aussi Guédès, 1972 c. Ici seul un petit bourrelet représente la scyphie en question.

La région antérieure devient de plus en plus basse ensuite (XL/17), tandis que la membrane placentaire reste à l'endroit qu'elle occupait vers le milieu de l'organe. Le phénomène est plus prononcé en XL/18, où de plus le bourrelet médio-ventral est disparu, et où la portion tout à fait inférieure, où la lame ventrale est visible, est simplement peltée.

Le carpelle normal enfin est épelté, il n'y a aucune région inférieure congénitalement close. La fermeture de la suture est post-génitale (Wassmer, 1955).

Ce type de stamino-carpelle (type *Sempervivum*, Guédès, 1965 d) montre que dans la plante qui le fournit *la lame antérieure de l'étamine diplophylle n'a pas d'homologue dans le carpelle.* Si l'on admet notre première interprétation, la région ovulifère n'a pas non plus d'homologue dans l'étamine, ni la région stylaire. La seule région du carpelle correspondant se retrouvant dans l'étamine se trouve au niveau de la base du style (flèches en XL/14). Mais nous préférons dire maintenant que la région supérieure du filet de l'étamine existe dans le carpelle et forme la région ovulifère, mais elle est devenue plate et a perdu sa portion antérieure.

b. *Cas de* Tulipa gesneriana

Chez *Tulipa gesneriana* (Guédès, 1966 c), les stamino-carpelles sont nombreux dans les fleurs doubles. Ils montrent de nombreux aspects de la structure diplophylle (fig. XLII). Les ovules se développent dans ce cas au niveau de l'anthère elle-même (schéma 7 *b*) et parfois la même marge porte

(1) Dans ce phyllome, la lame antérieure est encore épaisse, comme la lame postérieure, et non de consistance membraneuse comme dans l'organe figuré en XL/16.

Source : MNHN, Paris

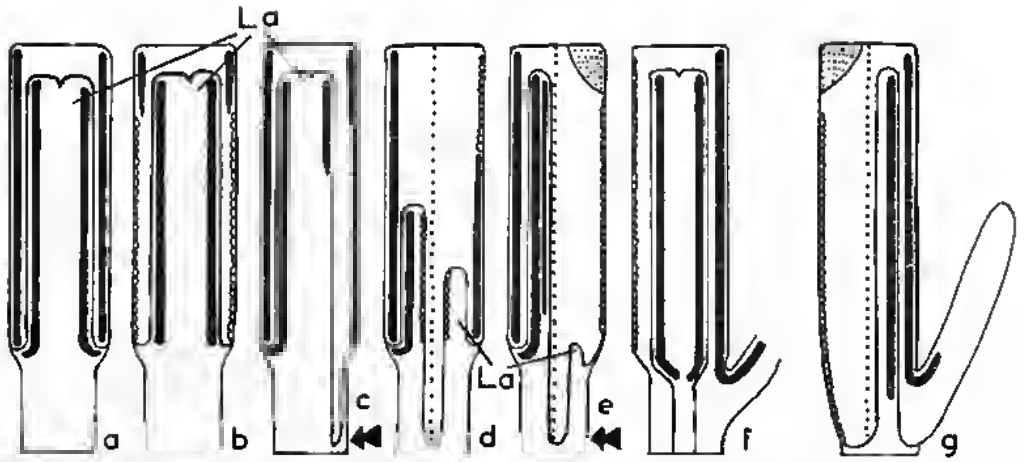


Schéma 7. — *Tulipa gesneriana*. — Schéma de l'organisation de l'étamine et des stamino-carpelles. **a.** Étamine diplophylle. **b.** Lame postérieure formant des ovules sur la plus grande partie de ses deux marges. **c.** Lame antérieure séparée de la postérieure au niveau du filet, d'un côté seulement. La zone transverse est alors située à la base du filet (flèche). Ovules portés de ce côté par la lame postérieure. **d.** Zone transverse située en bas du filet et ayant très peu proliféré sur sa région médiane. Filet subunifacial sur la plus grande partie de sa longueur. Lame antérieure de l'anthère représentée par deux lobes séparés et bisexués. **e.** Morphologie semblable (la flèche indique le niveau de la zone transverse), mais l'un des lobes est avorté. **f.** Filet tout à fait bifacial, et pétaloïde d'un côté. Lame antérieure à marges non continues avec celles de la lame postérieure. **g.** Existence d'une zone transverse à la base du filet, mais cette zone n'a proliféré que d'un côté et la lame antérieure est réduite à son lobe droit. La lame postérieure est pétaloïde au niveau du filet. Dans les trois derniers schémas, la lame postérieure est ovulifère d'un côté.

Sacs polliniques en noir. Ovules représentés par un feston. Ligne médio-ventrale du stamino-carpelle, occupée par une ligne de poils lorsqu'elle est apparente, signalée par un pointillé.

au même niveau un sac pollinique et des ovules. On observe le remplacement d'un ou plusieurs des segments de marges de l'anthère par une marge ovulifère, mais aussi la séparation de la lame antérieure en ses deux lobes constituants (XL11/5 ; schéma 7 *d*), phénomène fréquemment lié à l'avortement d'un des lobes. Dans ce cas, deux segments de marges supplémentaires se trouvent libérés, l'étamine en montre donc six. Nous ne les avons en fait jamais vus ensemble apparents en totalité sur le

---

Fig. XL. — *Sempervivum tectorum*. — Étamine normale et stamino-carpelles. *1*. Étamine normale.

2-3. Apparition d'une région stérile inférieure de la lame postérieure.

4. Lame postérieure de l'anthère entièrement stérile.

5-6. *Id.*, région supérieure du filet élargie, creusée de deux cavités longitudinales.

7. Lame antérieure portant quelques ovules sous les sacs polliniques.

8. Anthère dissymétrique, à deux sacs polliniques à droite, réduite à sa lame postérieure ovulifère à gauche.

9. Lame antérieure pollinifère à gauche, réduite à un bourrelet à droite. Un style s'est développé au-dessus de la région anthérale. Quelques ovules au niveau du passage de la lame postérieure à la lame antérieure.

10. Sacs polliniques abortifs, pas d'ovules. Morphologie diplophylle nette.

11. Quatre sacs polliniques, mais formation de marges ovulifères joignant les sacs antérieurs aux postérieurs. Filet subnormal.

12. Filet élargi et réduit en longueur. Anthère comme en *11*.

13. Morphologie encore voisine, mais la lame postérieure n'est plus pollinifère.

14. Région inférieure, ovulifère des deux lames très développée. Ovules insérés sur une membrane placentaire. Les flèches soulignent les extrémités des sacs antérieurs, à peu près de même longueur que dans l'étamine normale (*1*).

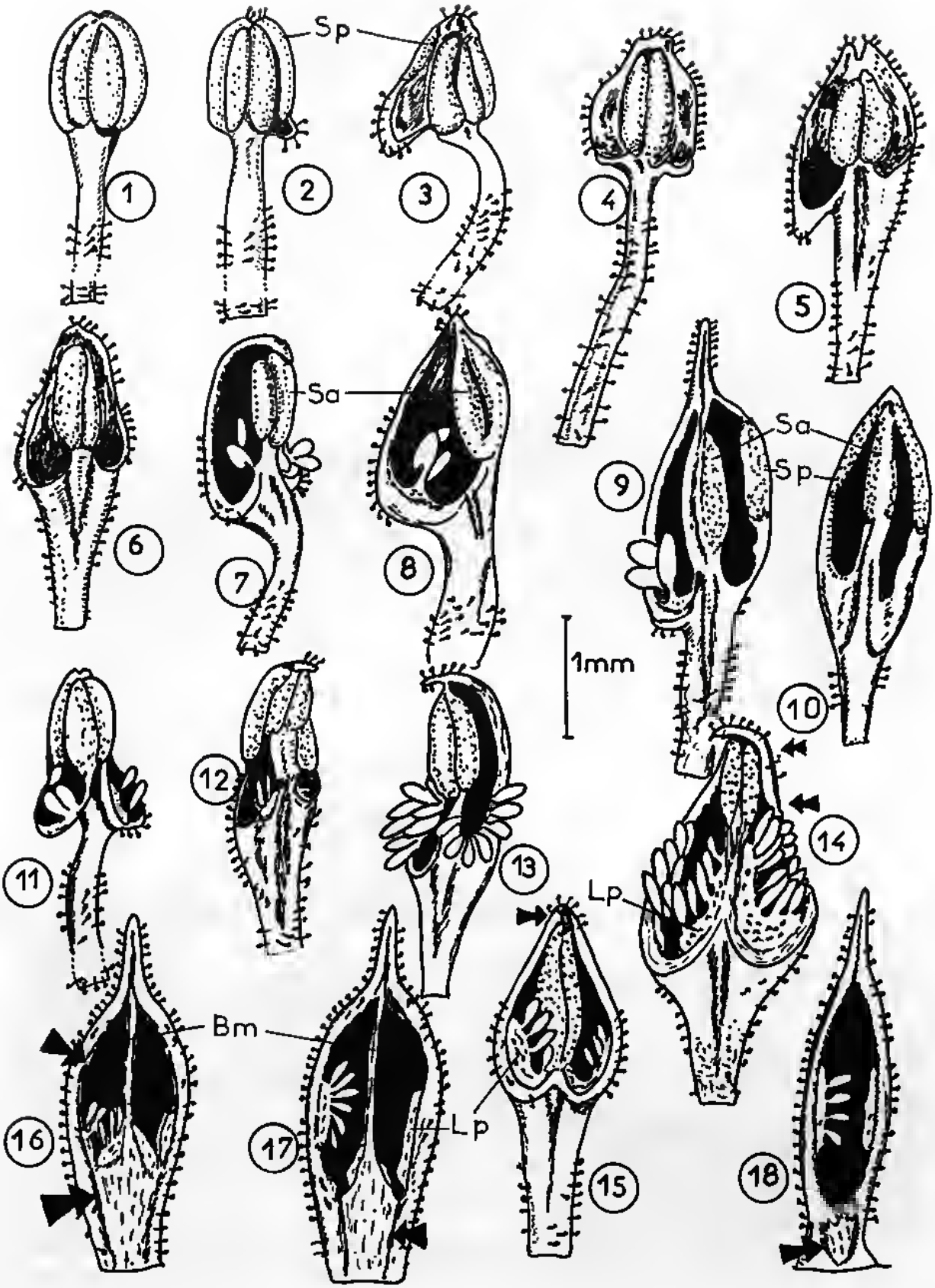
15. Aucune région ajoutée sous l'anthère. Sacs polliniques antérieurs atteignant en bas le niveau supérieur du filet.

16. Lame antérieure formant une région mince et membraneuse en bas, un bourrelet ventral en haut. Fausses marges se prolongeant au niveau inférieur pelté (flèches). Lame antérieure encore ovulifère.

17. Lame antérieure stérile. Ovules enlevés sur la lame placentaire de droite. Filet disparu, comme dans la pièce précédente. Fausses marges se prolongeant dans la région peltée (flèche).

18. Reste de lame antérieure membraneuse en bas. Bourrelet médian disparu. Lame postérieure formant deux lames placentaires vers le milieu de sa hauteur. Fausses marges encore nettes dans la région peltée (flèche).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

même phyllome mais fréquemment, une demi-anthère porte trois sacs polliniques, ou deux sacs et une rangée d'ovules (XLII/11, 14). Un lobe antérieur peu développé est souvent visible (XLII/12, 14 à droite ; schéma 7 *d-e*). La séparation des deux lobes antérieurs s'accompagne du passage du filet à l'état bifacial sur sa plus grande partie. Ses marges ne se rejoignent en une zone transverse que tout à fait à sa base (XLII/5, flèche).

Dans les phyllomes très féminisés, les lobes antérieurs sont réduits, puis disparaissent, c'est la lame postérieure seule qui forme le carpelle. D'autre part, la région supérieure du filet est incorporée dans la lame carpellaire, comme le montrent les pièces où une moitié est carpellisée et l'autre possède un demi-filet plus ou moins bien formé (XLII/10-13). L'étude de phyllomes à la fois staminaux, carpellaires et pétaloïdes (XLIII/1-5 ; schéma 7 *f-g*) conduit à la même conclusion. La marge de la région carpellaire est libre et ovulifère dans la région sous-jacente à la base des sacs polliniques dorsaux et ventraux.

L'étude anatomique (fig. XLIII/6-14, XLIV/1-8) permet de confirmer ces interprétations, montrant en particulier l'existence de faisceaux inversés de la lame antérieure. Le stamino-carpelle acquiert la ligne longitudinale de poils médio-ventraux qui caractérise le carpelle, et permet de distinguer sur une coupe si une lame à deux marges fertiles correspond à une lame antérieure (elle empêche alors l'existence de la ligne de poils) ou à un lobe représentant la moitié de celle-ci (qui laisse apparente la ligne de poils). Le faisceau médian acquiert la structure de celui du carpelle, son métaxylème et son métaphloème se développent en se séparant en deux masses de tissu avec parenchyme interposé (fig. XLV/12).

Pour interpréter la possibilité pour une marge de porter à la fois un sac pollinique et une rangée d'ovules à un même niveau, nous avons pensé que la marge, après avoir différencié une archéspore, garde son aptitude à proliférer [1], parce que l'évolution en archéspore respecte les initiales sous-épidermiques (fig. XLIV/9-10). La marge peut alors former des ovules tandis que se développe le sac pollinique. On remarque souvent que la marge qui se développe ainsi ne le fait pas dans le prolongement de la lame principale, mais vers la région médiane (XLIV/1-2, 5-6, flèches). Ceci s'explique si la région distale de la lame est reployée vers l'intérieur comme elle l'est dans la région supérieure du carpelle normal (fig. XLIV/11-12) ainsi que nous le verrons.

Chez la Tulipe donc, le stamino-carpelle est du type *Sempervivum* ; la lame antéricure de l'étamine

(1) Ceci correspond en fait à la mise en jeu de files cellulaires longitudinales parallèles et distales à celles qui sont sexualisées (voir GUÉDÈS, 1972 e).

FIG. XLI. — *Sempervivum tectorum*. — *1-5*. Coupes transversales dans le carpelle normal montrant la formation du tissu conducteur par les parois d'une cavité limitée par la surface carpellaire externe. Fausses marges indiquées par des flèches.

6. Carpelle normal. Vue latérale.

7-20. Coupes transversales dans deux stamino-carpelles. *7*. Vue ventrale du premier.

8-12. Coupes dans la région pleine de son filet, formation du système de faisceaux inversés, comprenant un ventro-médian (*12*).

13. Coupe dans la région supérieure du filet, munie de deux cavités longitudinales.

14. Région inférieure de l'anthère, les deux lames sont ovulifères.

15. Région moyenne de l'anthère. La lame antérieure a formé deux sacs polliniques, mais possède encore un faisceau inversé.

16. Région inférieure du style. Les deux lames sont stériles.

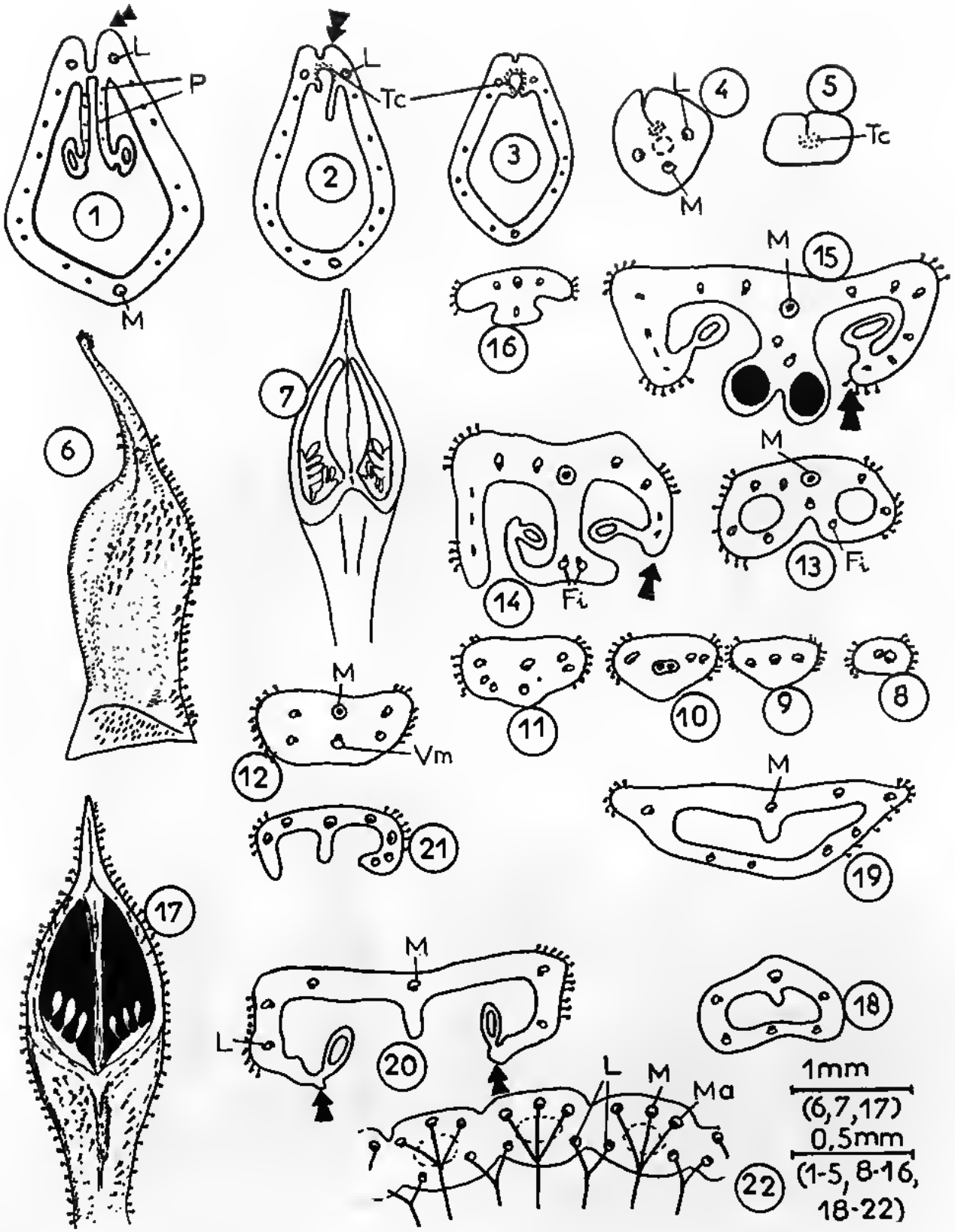
17. Vue ventrale d'un second stamino-carpelle. Bourrelet médio-ventral (lame antérieure) non continu avec la région antérieure du court filet.

18-20. Coupes dans la région supérieure du filet de cette pièce (*18-19*) montrant la cavité simple et le bourrelet médio-ventral, et dans la région ovulifère (*20*).

21. Coupes dans la région supérieure stérile.

22. Coupes schématiques dans un secteur du gynécée normal montrant que chaque carpelle reçoit un faisceau qui se divise en trois (un médian et deux intermédiaires). Des faisceaux sont situés par ailleurs entre deux carpelles adjacents et fournissent un faisceau latéral à chaque carpelle.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

n'a pas d'homologue dans le carpelle, et le filet est incorporé dans sa plus grande partie dans la lame carpellaire. Le carpelle possède une très courte région inférieure peltée qui correspond donc à l'extrême base du filet.

c. *Cas de* Veronica subsessilis (*Miq.*) Carr.

Nous avons étudié des stamino-carpelles formés chaque année par une souche cultivée de *Veronica subsessilis* (Guédès, 1968 e). Dans celle-ci, mises à part de nombreuses variations dans le nombre des pièces, bien connues chez les Véroniques (Saunders, 1933), on trouve très fréquemment deux phyllomes en forme d'étamines, de stamino-carpelles ou de carpelles, qui sont disposés en croix par rapport aux deux carpelles normaux antéro-postérieurs, et peuvent s'unir à ceux-ci pour former un gynécée tétracarpellé. Moins souvent, un plus grand nombre de stamino-carpelles peut se rencontrer.

L'étude des intermédiaires fournis par ces phyllomes montre que l'étamine perd d'abord les régions situées sous l'insertion du filet (fig. XLVI/2-3). On trouve des stades comparables à ceux décrits chez *Sempervivum* ; le filet est d'abord creusé de deux cavités (XLVII/7-8, 11) puis devient simplement pelté. Alors les sacs polliniques ont perdu leur continuité avec la région antérieure de la portion peltée, comme les seyphies mérophylles médio-ventrales déjà mentionnées.

Les ovules apparaissent à la limite supérieure (zone transverse) du filet pelté (XLVI/5). Le filet correspond à la cavité congénitalement close du carpelle. Il est fréquent qu'il tende à perdre sa peltation et s'ouvre sur une plus ou moins grande partie de sa suture ventrale (XLVI/6, 10-13).

La région de l'anthère forme le style du carpelle, elle perd sa lame antérieure, tandis que la lame postérieure différencie des sacs polliniques de moins en moins longs (XLVI/9, à gauche dans la figure), et finalement devient stérile (*id.*, à droite). On trouve aussi de petits carpelles formés d'une zone peltée correspondant au filet staminal, et d'un style correspondant à l'anthère, où l'on peut trouver encore des traces de sacs polliniques (différenciation d'assises mécaniques, fig. XLVII/5, 18-19). Ces carpelles sont libres ou bien leur portion ovarienne s'unit à l'ovaire normal, leur style restant libre. L'union peut aussi être totale, ce qui s'accompagne alors d'un raccourcissement du style normal. Très souvent des stamino-carpelles à anthère bien formée d'un côté s'unissent à l'ovaire normal par leur portion ovarienne (XLVI/18-19, XLVIII/11-13). Quand ils existent le ou les carpelles surnuméraires sont aisément visibles de l'extérieur (XLVIII/14) puis l'ovaire et le style acquièrent la forme ordinaire tout en étant tri- ou tétramères. Le nombre de carpelles peut toutefois être décelé de l'extérieur grâce à l'existence d'une ligne de poils sur la région médio-dorsale de chaque carpelle normal ou surnuméraire. Un fait intéressant est la possibilité de prolifération des régions placentaires au-dessus de la base de

---

Fig. XLII. — *Tulipa gesneriana*. — Stamino-carpelles de fleurs doubles. *1.* Région inférieure de la lame postérieure stérile d'un côté.

2. Lame postérieure ovulifère sur une grande partie d'une marge.

3. Id. sur une grande partie de ses deux marges.

4. Une des marges postérieures ovulifère, marge antérieure de ce côté stérile, mais lobée sur une grande longueur.

5. Séparation des deux lobes constituant la lame antérieure, se rejoignant toutefois à l'extrême base en une zone transverse (flèche). Lobes antérieurs ovulifères sur leurs marges internes, pollinifères sur leurs marges externes, moitié moins longs que la lame postérieure.

6. Lame postérieure élargie. Lame antérieure réduite à son lobe gauche ovulifère et pollinifère.

7. Lame antérieure représentée par ses deux lobes, celui de droite très réduit. Filet unifacial.

8. Lame antérieure représentée par son lobe gauche, ovulifère et pollinifère. Filet unifacial.

9. Lame réduite à un petit lobe ovulifère et pollinifère.

10. Filet presque entièrement bifacial. Lame antérieure réduite à son lobe gauche abortif.

11. Lame antérieure représentée par son lobe droit très développé, ovulifère et pollinifère. Filet unifacial.

12. Filet bifacial. Deux lobes antérieurs très inégaux, le droit à marge externe pollinifère et interne festonnée mais stérile.

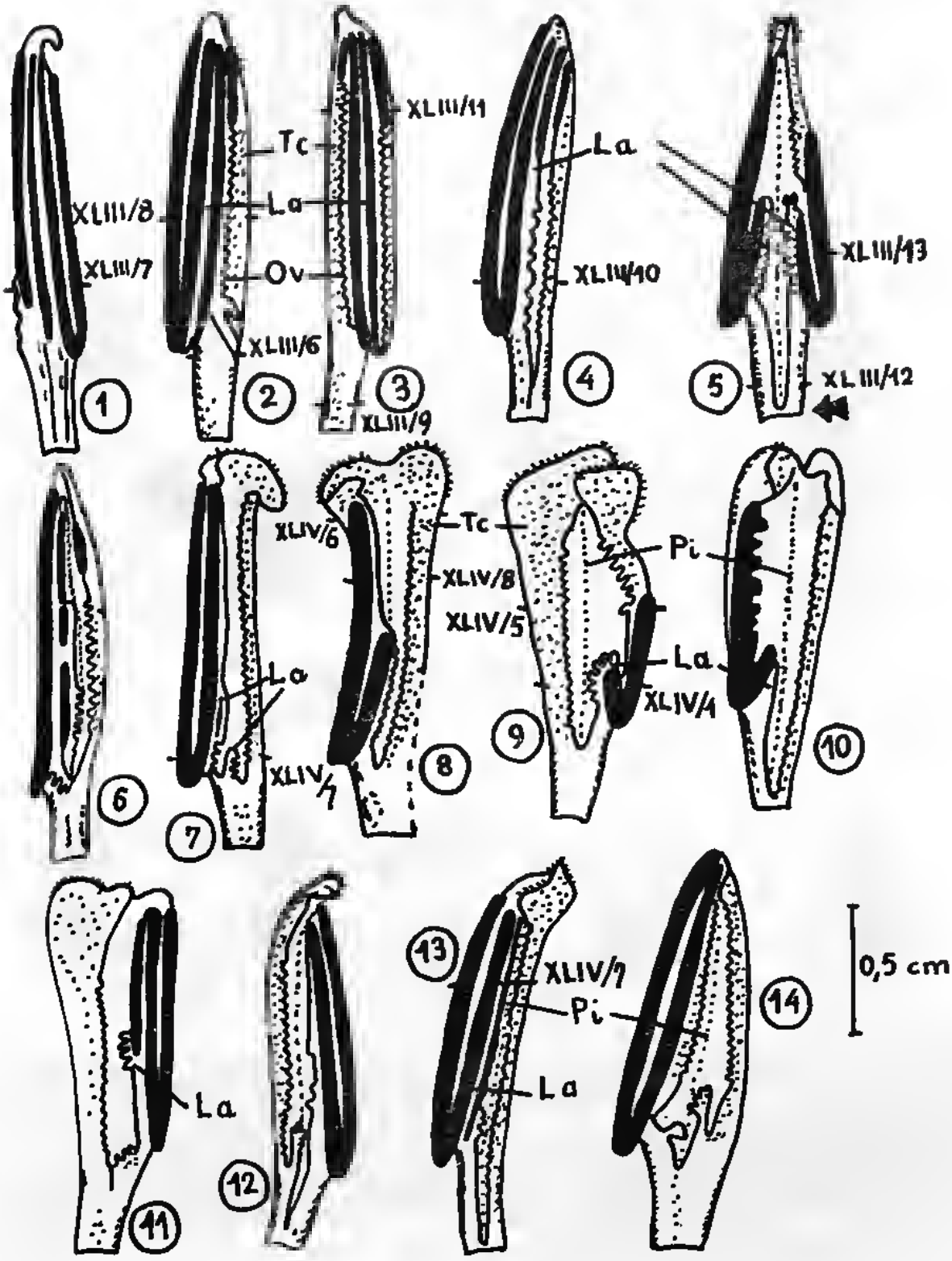
13. Filet bifacial. Lobe antérieur gauche seul développé.

14. Filet unifacial dans sa moitié inférieure. Lobe antérieur droit ovulifère très réduit, lobe gauche très développé, ovulifère et pollinifère. Voir aussi le schéma *7*, dans le texte.

Lorsque le filet est dit bifacial, il présente cependant une zone transverse à son extrême base.

Les nombres indiqués sur les figures renvoient aux coupes des figures XLIII et XLIV. En *7*, lire XLIV/3 au lieu de XLIV/7 et en *8*, XLIV/2 au lieu de XLIV/8.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

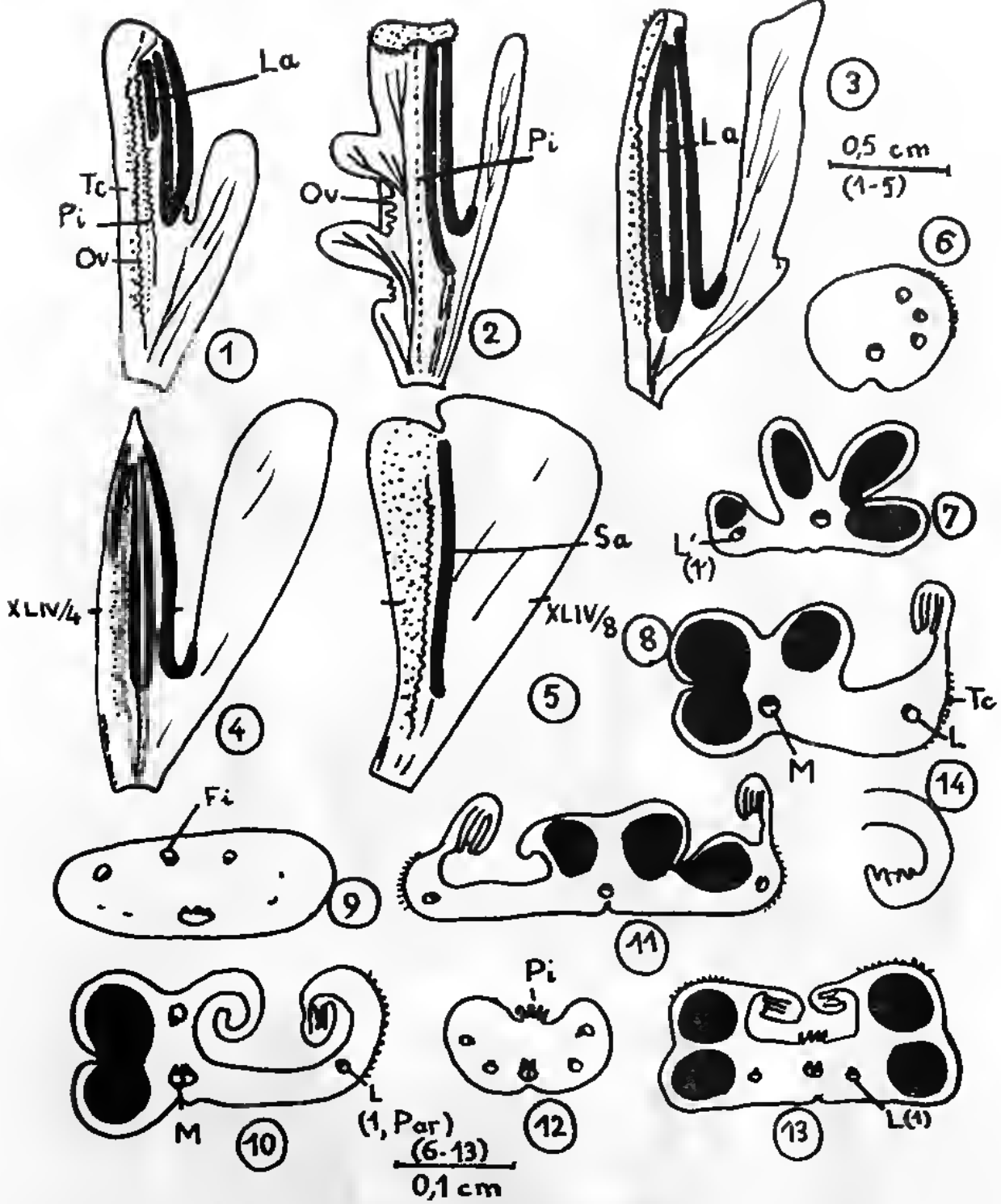


Fig. XLIII. — *Tulipa gesneriana.* — *1-5.* Phyllomes pollinifères, ovulifères et pétaloïdes. *1.* Lame postérieure ovulifère d'un côté, pétaloïde de l'autre. Lame antérieure réduite à son lobe droit, pollinifère et ovulifère.

2. Lame postérieure pétaloïde et pollinifère à droite, ovulifère et foliacée (lobes verts) à gauche. Lame antérieure réduite à son lobe droit, pollinifère.

3. Lame postérieure ovulifère à gauche, pollinifère et pétaloïde à droite. Lame antérieure subnormale.

4. Lame postérieure pétaloïde et pollinifère à droite, ovulifère et pollinifère à gauche. Lame antérieure subnormale.

5. Lame postérieure pétaloïde à droite, ovulifère à gauche, lame antérieure réduite à son lobe droit pollinifère.

6-14. Coupes à différents niveaux des phyllomes représentés figure XLII. *6.* Filet unifacial, muni de tissu conducteur (XLII/*2*).

7. Anthère à lame postérieure présentant un faisceau latéral (XLII/*1*).

8. Anthère à lame postérieure ovulifère d'un côté et munie d'un faisceau latéral (XLII/*2*).

9. Filet unifacial aplati (XLII/*3*).

10. Lame postérieure ovulifère d'un côté, pollinifère de l'autre, lame antérieure stérile mais à rudiments d'ovules d'un côté, pollinifère de l'autre (XLII/*4*).

11. Lame postérieure ovulifère d'un côté, ovulifère et pollinifère de l'autre. Lame antérieure subnormale (XLII/*3*).

12. Filet bifacial muni de poils médio-ventraux (XLII/*5*).

13. Lame antérieure séparée en deux lobes à marges externes pollinifères et marges internes ovulifères (XLII/*5*).

14. Détail de la marge stérile de la lame antérieure de la figure *10*, montrant un ovule rudimentaire.

Les nombres en *4-5* indiquent les niveaux des coupes de la figure XLIV.

Source : MNHN, Paris

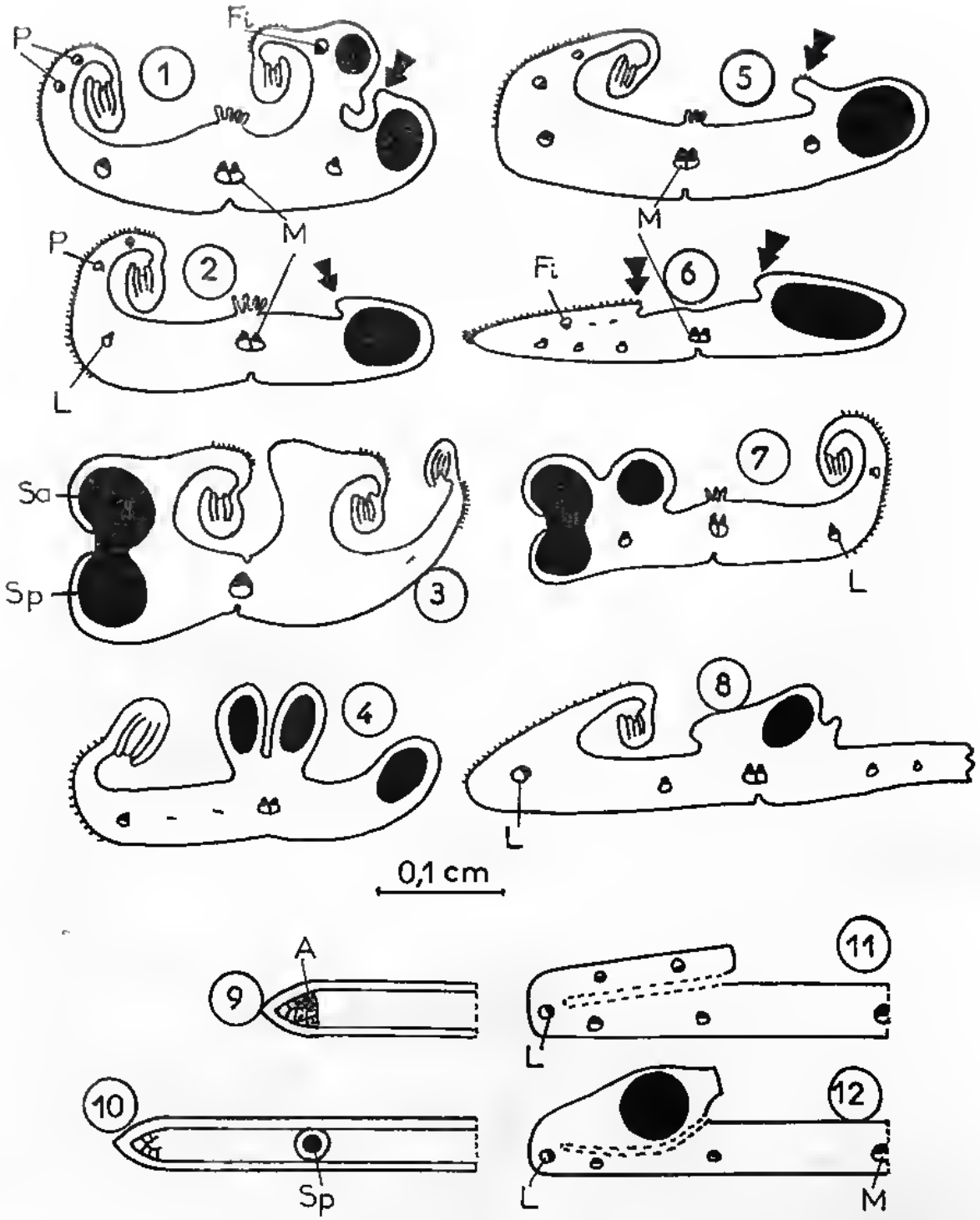


FIG. XLIV. — *Tulipa gesneriana*. — *1-8*. Coupes transversales des phyllomes représentés par les figures XLII et XLIII. *1*. Lame postérieure ovulifère et pollinifère. Lame antérieure réduite à son lobe droit à marge externe pollinifère et marge interne ovulifère (voir XLII/*9*). La flèche indique la marge de la lame postérieure.

2. Lame postérieure seule, pollinifère d'un côté, ovulifère de l'autre (XLII/*8*).

3. Lame postérieure pollinifère et ovulifère. Lame antérieure séparée en deux lobes, celui de droite ovulifère, celui de gauche ovulifère et pollinifère (XLII/*7*).

4. Lame postérieure ovulifère et pollinifère, lame antérieure pollinifère (XLIII/*4*).

5. Lame postérieure seule, ovulifère et pollinifère. Région distale de la paroi (flèche) bien développée du côté pollinifère (XLII/*9*).

6. Lame postérieure pollinifère d'un côté et ayant formé un stigmate de l'autre (XLII/*8*). Marges vraies indiquées par des flèches.

7. Lame postérieure ovulifère et pollinifère. Lame antérieure réduite à son lobe gauche, pollinifère sur ses deux marges (XLII/*13*).

8. Lame postérieure pétaloïde et ovulifère, lame antérieure pollinifère à droite (XLIII/*5*).

9-10. Schémas interprétatifs. *9-10*. Interprétation de la situation submarginale du sac pollinique. L'archèspore se formerait en respectant les initiales sous-épidermiques, qui pourraient proliférer (*10*).

11-12. Morphologie de la région marginale stigmatifère (*11*) et pollinifère (*12*). Bord vrai déplacé du côté ventral. On peut envisager théoriquement que le carpelle est replié au niveau du faisceau latéral et que ses marges figurées en pointillés

Source : MNHN, Paris

l'anthère, en particulier lorsque le filet est pelté et les sacs polliniques antérieurs sans continuité avec sa région antérieure (fig. XLVII/1-4). Une seule région placentaire peut proliférer (XLVII/1) ou les deux, et les prolifération sont alors séparées l'une de l'autre (XLVII/2) ou unies (XLVII/3) en une languette antérieure. Ces deux modalités correspondant aux deux états de la lame antérieure des étamines diplophylles pétaloïdes : soit séparée en deux lobes, soit continue en une seule lame (cas normal). Parfois aussi la lame antérieure se trouve unie à la postérieure qui montre encore des restes de sacs polliniques (XLVII/5, 18-19). Dans le cas de la figure XLVII/4, le filet n'est pelté qu'à l'extrême base et l'isolement d'une région placentaire se fait tout de suite au-dessus de la région peltée.

La région peltée comporte un faisceau ventro-médian (XLVII/14, 20) qui se divise en ses deux constituants qui passent éventuellement dans les appendices produits par la zone transverse du filet, qu'ils soient unis ou non l'un à l'autre ou à la lame postérieure (XLVII/18-19).

Cette formation d'appendices de la zone transverse staminale tandis que les sacs polliniques ventraux restent en place est à rapprocher de la formation par l'étamine pétaloïde de Narcisse d'une unité coronale tandis que la région supérieure de la lame antérieure reste en place et peut être pollinifère (XX/4-5).

La séparation des régions placentaires au-dessus du niveau ovulifère est aussi comparable à ce qui se produit tératologiquement chez des stamino-carpelles de Saules (Rainio, 1926), mais alors les deux appendices de deux marges adjacentes de carpelles différents sont unis entre eux (voir Guédès, 1968 e et surtout 1972 c).

Chez des Éricacées aussi, on sait que dans les styles, les régions placentaires des carpelles se séparent, mais seulement post-génitalement, des portions médianes de ceux-ci, qui forment la paroi du tube stylaire. Les placentas de deux carpelles adjacents sont alors unis, et s'il y a cinq carpelles, on a cinq filets placentaires mixtes intra-stylaires (Hunt, 1937 ; l'auteur n'indique pas que la séparation est post-génitale, mais il semble qu'on doive l'admettre d'après les descriptions ontogéniques de Payer, 1857, p. 572 et Baillon, 1860-1861).

Le gynécée normal de Véronique présente deux carpelles unis congénitalement et munis d'une région inférieure peltée terminée par un placenta de la zone transverse (fig. XLVIII/2-3). Une très courte région où les marges d'un même carpelle ne sont pas unies (XLVIII/4-5) précède la base du style.

Il est clair ici que la région peltée du carpelle correspond au filet de l'étamine (schéma 8 *d*) ou du moins à la partie supérieure de celui-ci. Ceci est comparable à ce que nous avons vu chez *Sempervivum*, mais ici cette région du filet reste congénitalement close. Le style correspond à la région de l'anthère sans qu'une région supérieure soit ajoutée.

Surtout, la région antérieure du filet devenu creux se conserve dans l'étamine, la lame antérieure disparaît seulement au niveau de l'anthère. Ce stamino-carpelle doit donc être rapporté au

---

Fig. XLV. — *1-12. Tulipa gesneriana.* — *1.* Coupe transversale d'un gynécée pluricarpellé ouvert d'un côté. En haut, les deux faisceaux latéraux adjacents sont séparés ; ils sont unis ailleurs, mais à gauche, le latéral commun (synlatéral) possède deux pôles ligneux.

2. Coupe transversale dans la région ovulifère d'un carpelle isolé.

3. Région supérieure du même ; ovules déplacés du côté topographiquement adaxial.

4. Région tout à fait supérieure du même, marges stériles très rapprochées l'une de l'autre (flèches).

5. Base du stigmate du même. Grande extension de la surface abaxiale, existence de faisceaux inversés ventraux.

6-7. Carpelle pétaloïde d'un côté. *6.* Coupe dans la région ovulifère. Tissu conducteur présent à la face dorsale.

7. Région supérieure stigmatique du côté ovulifère. Prise d'importance de la face dorsale, comme dans le carpelle normal. Marge vraie indiquée par une flèche.

8. Coupe dans la région moyenne d'un carpelle à paroi ovulifère d'un côté et foliacée de l'autre.

9. Vue ventrale d'un tel carpelle.

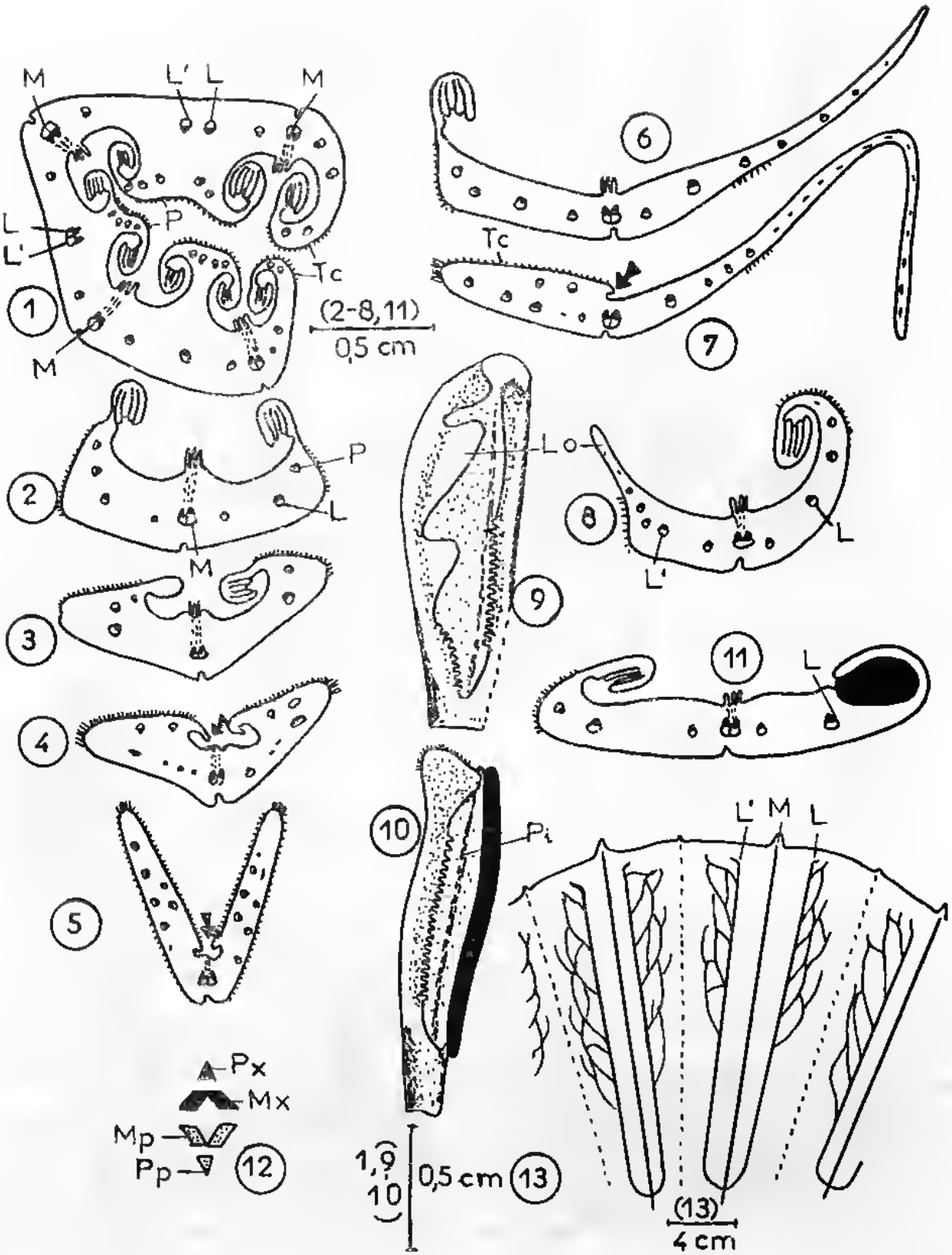
10. Carpelle dont une marge est pollinifère et l'autre staminifère.

11. Coupe dans la région moyenne de ce carpelle.

12. Schéma de l'organisation du faisceau dorsal du carpelle ; le protoxylème et le protophloème sont normaux, les métaxylème et métaphloème forment deux plages entre lesquelles passe la ligne de déhiscence dorsale.

13. Deux pétales de la corolle de *Datura meteloides* (Solanacées). Même organisation fondamentale à trois faisceaux principaux.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

type *Tofieldia*. Ici, toutefois, la région ovulifère est étroitement limitée à la zone transverse, et la région antérieure, marquée par le faisceau placentaire, ne se prolonge pas normalement au-delà du placenta, quoiqu'elle puisse le faire tératologiquement sous forme de deux lobes ventraux libres ou unis.

*
* *

La structure peltée-diplophylle de l'étamine est donc mise en évidence aussi bien par sa transformation en carpelle qu'en feuille végétative ou en pétale. Nous voyons que la peltation n'est pas liée à une région déterminée du phyllome, conformément à ce que pensait Baum (1950) et contrairement à ce qu'admet maintenant Leinfellner (1). La zone peltée du carpelle de la Tulipe est presque nulle, et sa limite supérieure (zone transverse) ne correspond pas à la région supérieure du filet staminal, mais à l'extrême base de celui-ci. C'est-à-dire que le « pétiole » unifacial du carpelle n'est homologue que d'une très petite partie du filet unifacial de l'étamine. Chez la Véronique, la zone transverse du carpelle est bien située à l'emplacement de la région supérieure du filet, mais celui-ci est creux et forme la cavité carpellaire. Chez la Joubarbe, le carpelle est épelté, et la région supérieure du filet forme probablement la plus grande partie de la lame carpellaire qui n'est fermée que post-génitalement. Par ailleurs, la région du style peut être surajoutée au-dessus de l'anthère (*Sempervivum*) ou représenter cette région anthérale elle-même (*Veronica*).

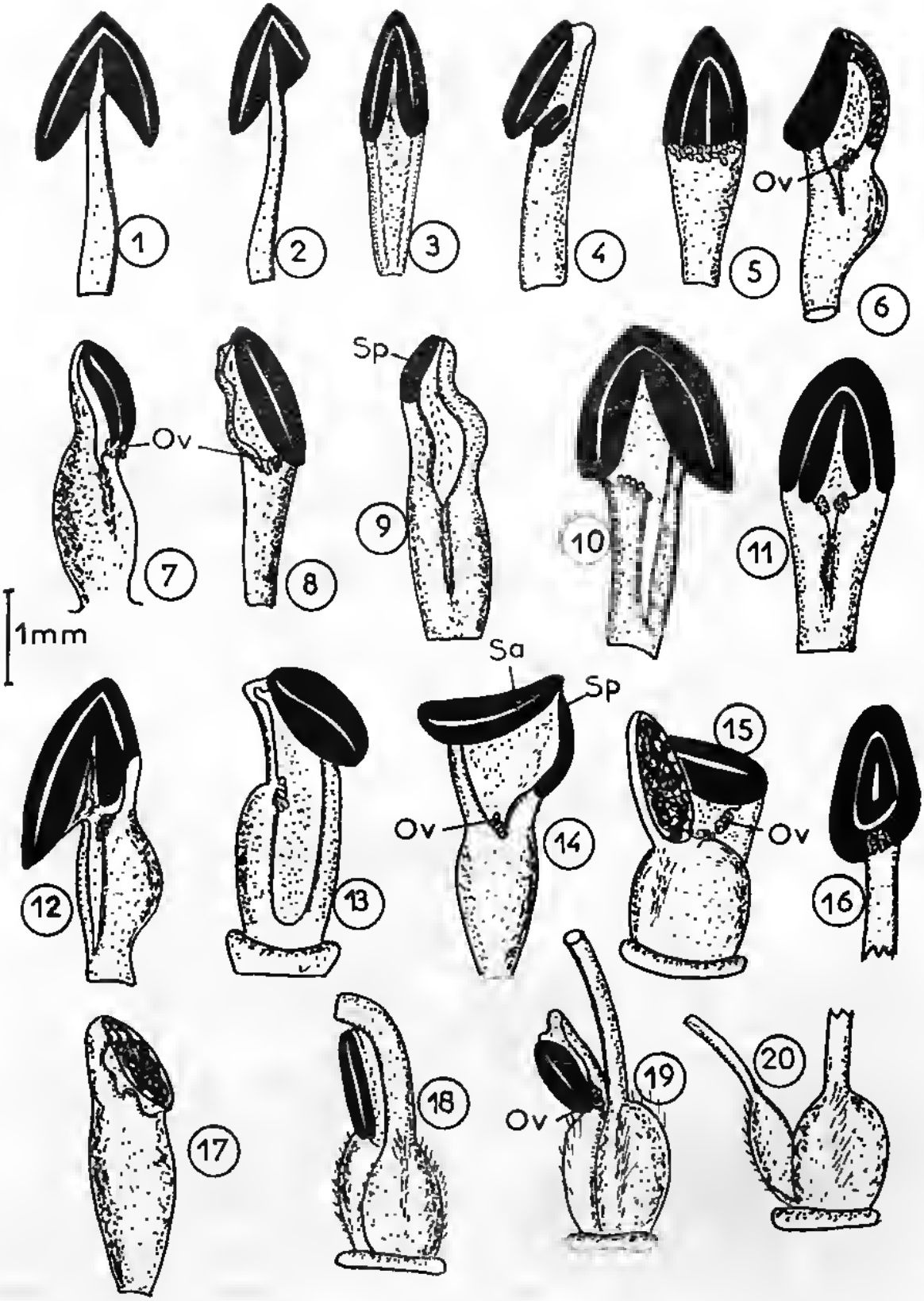
Enfin la région antérieure du filet ou la lame antérieure de l'anthère peuvent ou non avoir une région homologue dans le carpelle. Cette région antérieure est conservée chez *Tofieldia* et *Veronica*, mais elle est perdue chez *Sempervivum* et *Tulipa*.

Chez *Tofieldia*, la région non peltée ovulifère du carpelle garde les zones qui forment la lame antérieure de l'étamine (schéma 8 *a*).

(1) Leinfellner (*litt. ad auct.*, août 1965) nous a ainsi indiqué qu'il ne pouvait admettre que le filet soit incorporé dans la lame carpellaire. D'après lui, la région non congénitalement close du carpelle ne peut que correspondre à la région de l'anthère située au-dessus du filet unifacial.

Fig. XLVI. — *Veronica subsessilis*. — Étamine et stamino-carpelles. *1.* Étamine à anthère subnormale et filet court. *2.* La région anthérale droite située sous l'insertion du filet n'est pas développée. *3.* Filet large, court et plat. *4.* Lame postérieure fertile à gauche seulement, lame antérieure réduite à droite. *5.* Filet creusé de deux cavités à marge libre ovulifère. *6.* Anthère réduite à sa lame postérieure. Filet creux, ouvert médio-ventralement, à marge supérieure ovulifère à droite. *7.* Anthère à deux sacs polliniques à droite, stérile à gauche. Filet creux, ovulifère, à deux cavités longitudinales. *8.* Comparable à la figure précédente, mais filet à une seule cavité. *9.* Anthère réduite à la lame postérieure. Filet à deux cavités. *10.* Anthère subnormale à droite, à région inférieure des sacs polliniques atrophiée à gauche. Filet bifacial sur presque toute sa longueur. Sac pollinique ventral gauche non en continuité avec la région antérieure du filet (voir texte). *11.* Filet à deux cavités, anthère à quatre sacs sans protubérances inférieures. *12.* Lame postérieure de l'anthère fertile dans sa moitié supérieure seulement, à droite. Filet ouvert médio-ventralement et ovulifère. *13.* Anthère déformée hypertrophiée à droite. Filet bifacial sauf tout à la base, ovulifère dans sa région terminale. A gauche, l'anthère non pollinifère a pris la forme d'un style. *14.* Anthère hypertrophiée à gauche. Filet creux et clos, ovulifère à sa marge supérieure. *15.* Stamino-carpelle vu de profil, une moitié du filet est très renflée comme l'ovaire d'un carpelle, la demi-anthère de ce côté est très réduite. De l'autre côté, l'anthère a deux sacs polliniques. *16.* Les quatre sacs polliniques convergent en avant, les antérieurs sont séparés par une plage d'ovules. *17.* Stamino-carpelle à filet creux ovulifère et anthère réduite à sa lame postérieure munie d'un sac pollinique rudimentaire à droite et d'une marge stérile à gauche. *18.* Stamino-carpelle uni à un gynécée normal, mais à style peu développé. Région du filet unie à l'ovaire, région de l'anthère unie au style. *19.* Union d'un stamino-carpelle par son filet à l'ovaire du gynécée normal. Son anthère reste libre. *20.* Petit carpelle surnuméraire sans trace de morphologie staminale, mais situé comme les stamino-carpelles, et adné par la base de son ovaire à la base de l'ovaire normal.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

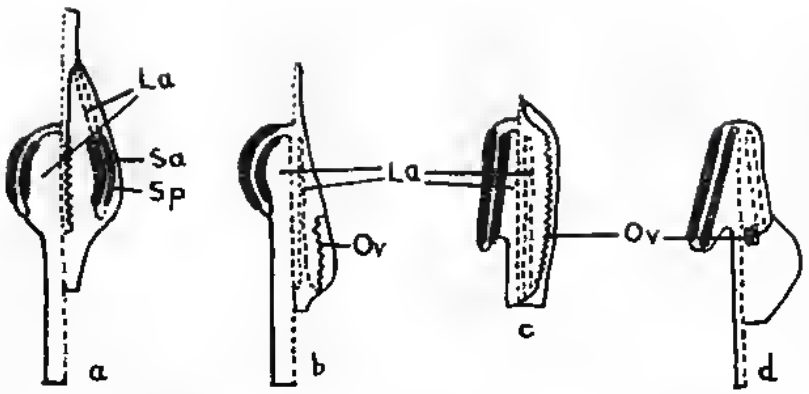


Schéma 8. — Schémas des types de stamino-carpelles étudiés. A gauche, schéma de l'étamine, à droite, schéma du stamino-carpelle. **a.** Cas de *Tofieldia*. La lame antérieure de l'étamine est incorporée dans la lame carpellaire. Le filet est très réduit dans le carpelle, la région pollinifère de l'étamine correspond à la région ovulifère du carpelle, le style est surajouté au-dessus de l'anthère. **b.** Cas de *Sempervivum*. La lame antérieure de l'anthère n'a pas d'homologue dans le carpelle. La région ovulifère correspond à une zone sous-jacente à la région pollinifère. Le style est surajouté au-dessus de l'anthère. **c.** Cas de *Tulipa*. La lame antérieure de l'anthère n'a pas d'homologue dans le carpelle. La région ovulifère correspond à la région pollinifère et à la plus grande partie du filet. Le stigmate semble ajouté au-dessus de l'anthère. **d.** Cas de *Veronica*. La paroi de l'ovaire correspond au filet staminal, la zone transverse située au-dessus de cette zone est seule ovulifère. Le stylo correspond à la lame postérieure de l'anthère. Les régions postéricure et antérieure du filet existent dans la paroi ovarienne.
La lame antérieure, *Ov* ovules, *Sa* sac pollinique antérieur, *Sp* sac pollinique postérieur.

Chez *Veronica*, la région congénitalement close du carpelle garde la zone antérieure du filet de l'anthère, mais la région stérile du style perd la zone correspondant à la lame antérieure de l'anthère à laquelle elle correspond (schéma 8 *d*).

Chez *Tulipa*, la région anthérale perd le caractère pelté, comme chez *Tofieldia*, mais de plus, elle perd les bandes de tissu correspondant à la lame antérieure (schéma 8 *c*). Il en est de même chez *Sempervivum* (schéma 8 *b*).

Par conséquent, ce n'est pas parce que telle portion « verticale » du phyllome perd l'aptitude à unir congénitalement ses marges qu'elle perd les régions correspondant à la lame antérieure. Les deux phénomènes sont indépendants. Ceci est à rapprocher de la comparaison que nous avons faite entre les

---

Fig. XLVII. — *Veronica subsessilis*. — *1-4*. Stamino-carpelles munis d'appendices placentaires. *1*. Pièce comparable à celles des figures XLVI/*10* et *12*, mais munie d'appendices.

2. Même morphologie que la pièce de la figure XLVI/*11*, mais présence de deux appendices libres.

3. Comme le précédent, mais appendices unis par leurs marges internes.

4. Filet plat, isolant un appendice dès sa base.

5. Stamino-carpelles avec deux rudiments de sacs ventraux unis par les appendices (voir plus bas les coupes).

6-22. Coupes dans des stamino-carpelles. *6-8*. Filet à deux cavités longitudinales. Deux faisceaux latéraux dès la base du filet.

9-10. Étamine à filet plein et aplati. *9*. Partie supérieure ovulifère du filet.

10. Anthère.

11. Filet à deux cavités, mais avec un ventro-médian.

12. Extrême base de l'anthère d'une pièce dissymétrique, à moitié gauche carpelloïde.

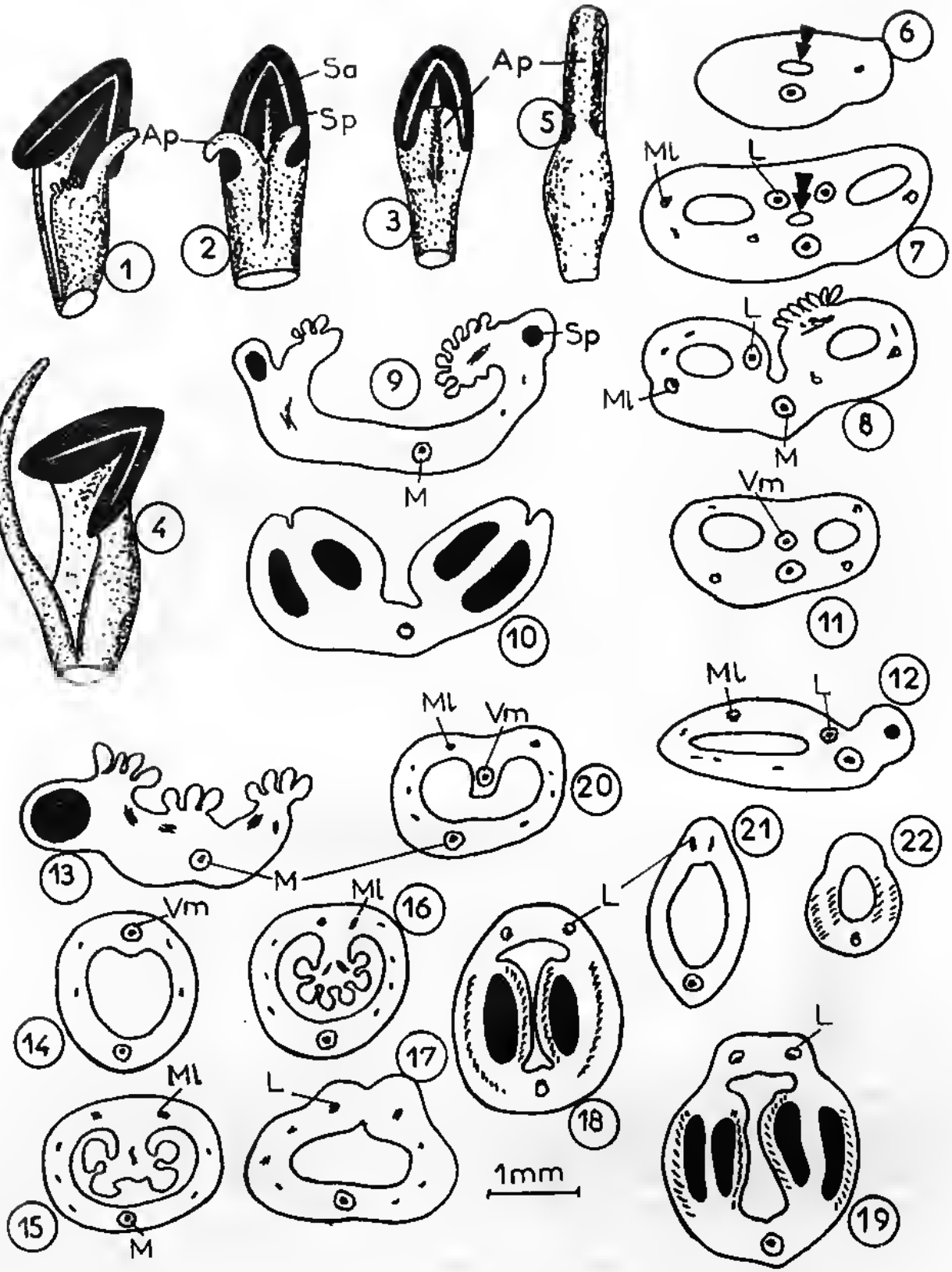
13. Région ovulifère d'un stamino-carpelle à filet plat.

14-16. Stamino-carpelle à filet creux muni d'un ventro-médian (*14*) irriguant un placenta de la zone transverse et émettant alors des rameaux *Ml* (médio-latéraux).

17-19. Stamino-carpelles à appendices placentaires unis à l'anthère. Le ventro-médian se divise en deux latéraux (*17*) qui passent dans les appendices.

20-22. Stamino-carpelles à appendices unis à l'anthère, mais à sacs polliniques abortifs (*22*), dont l'existence n'est indiquée que par leur assise mécanique.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

régions unifaciales et bifaciales d'un même phyllome végétatif. Dans certains cas, le passage de l'unifacialité à la bifacialité se fait avec perte de la zone servant à « clore » la région unifaciale, dans d'autres cas, la même lame tissulaire forme les deux régions.

Tout ceci met en évidence de toute manière l'« hermaphrodisme » fondamental du phyllome des Angiospermes, sur lequel Gavaudan et Dupuy (1965 b) ont attiré l'attention. Si les rapports entre les zones de sexualisation mâles et femelles sont variables d'une espèce à l'autre, elles semblent bien déterminées pour une espèce donnée. Le *Papaver orientale* L. nous en a fourni un exemple supplémentaire (Guédès, 1969 c).

6. Le sac pollinique et la rangée d'ovules

Comme nous l'avons rappelé (Guédès, 1965 c, 1966 a, c), les stamino-carpelles montrent que l'on ne peut homologuer le sac pollinique à un microsporange, si comme on le fait toujours, on considère le ducelle comme un mégasporange. Conformément à ce qu'admettaient Čelakovský (1878, 1884 a), Heinricher (1882) ou Molliard (1896 a et b), il faut voir dans le sac pollinique un *synange* correspondant à une rangée d'ovules. Bien entendu de même qu'il existe bien des carpelles uniovulés, il se peut qu'il y ait des sacs polliniques correspondant à un seul microsporange, mais dans le cas de la Tulipe, on ne peut admettre que la même lame porte d'un côté une rangée de microsporanges et de l'autre un seul microsporange aussi volumineux que l'ensemble des microsporanges. Les cellules sexuelles sont séparées en sporanges lorsque la marge ou le segment de marge est femelle, elles sont normalement contiguës en un long synange lorsqu'elle est mâle. C'est ce que remarquait Engler (1876) à propos des marges de stamino-carpelles de *Sempervivum* mâles au-dessus, femelles au-dessous. On sait qu'il existe des étamines où l'archéspore est fragmenté en portions situées dans des logettes délimitées par des cloisons parenchymateuses. Il se pourrait que dans certains de ces cas les microsporanges constituant ailleurs un synange pollinique soient séparés.

La conception synangiale du sac pollinique a été admise par Van Heel (1969) dans le difficile cas des Malvacées.

Fig. XLVIII. — *Veronica subsessilis*. — *1*. Coupe dans la base de l'anthère d'un stamino-carpelle muni d'un appendice placentaire adné à l'anthère et dont le faisceau latéral est divisé en deux.

2-6. Coupes dans un gynécée normal. Zone synascidiée (*2*), zone des placentas des zones transverses des deux carpelles (*3*), zone sympliquée (*4*), extrême base du style (*5*) et style (*6*).

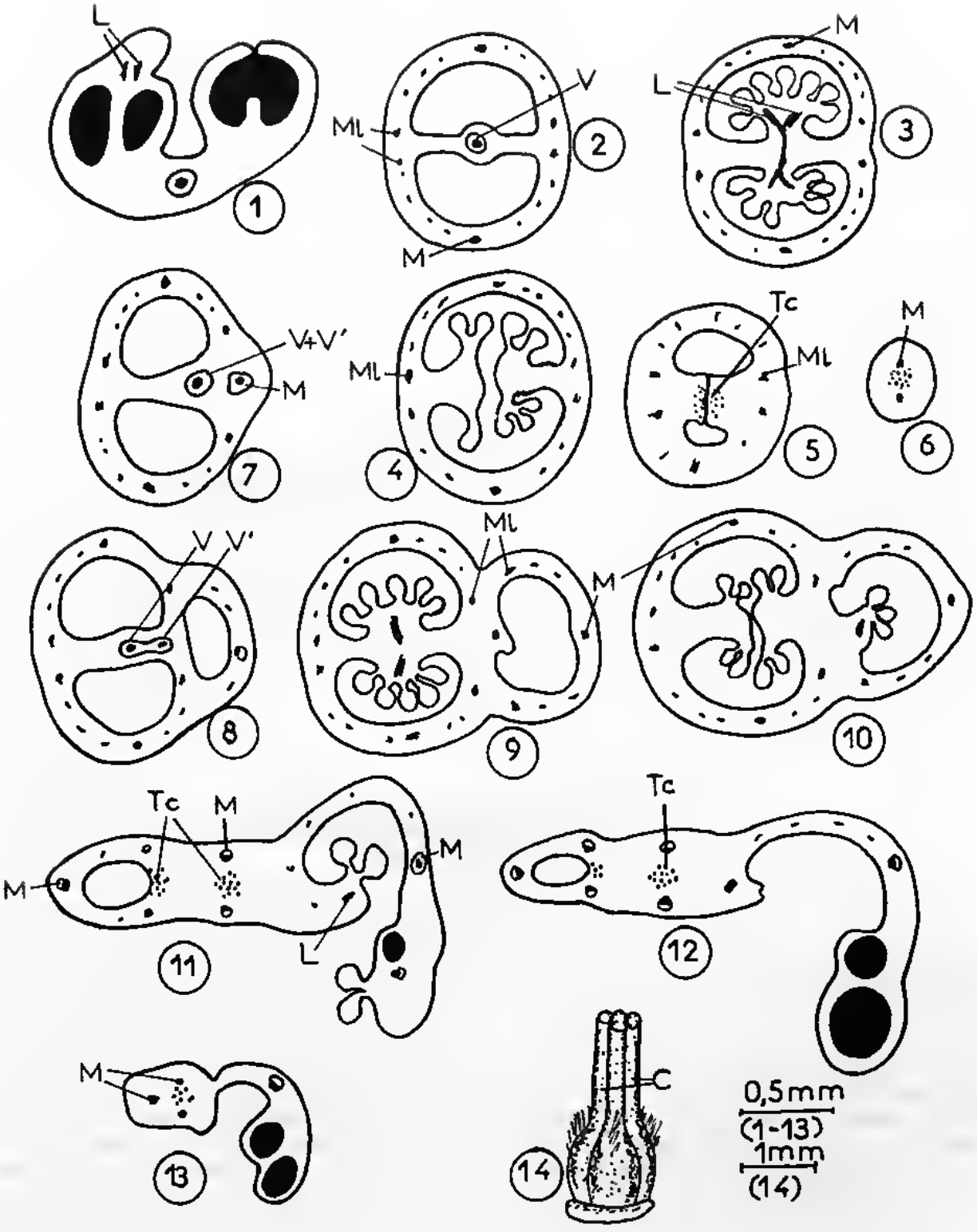
7-10. Gynécée muni d'un carpelle latéral surnuméraire. Coupes transversales. Séparation du médian (*7*), puis du faisceau ventral (*8*) du carpelle surnuméraire, dont une marge seulement est fertile (*10*).

11-13. Coupes au niveau du style d'un gynécée auquel est adné un stamino-carpelle, à droite, et un carpelle surnuméraire, à gauche.

Stamino-carpelle ovulifère sur une marge et portant deux sacs polliniques sur l'autre. Le carpelle surnuméraire prend part normalement à la formation du style.

14. Gynécée muni de deux carpelles surnuméraires latéraux très visibles extérieurement au niveau de l'ovaire et du style.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Chapitre V

LES CARPELLES ET LES OVULES

Le carpelle est le dernier type de phyllome formé par l'axe, sa morphologie est bien différente de celle de la feuille végétative, mais la fréquence des phyllodies carpellaires a fait reconnaître son homologie foliaire depuis l'époque de Linné, comme nous l'exposons ailleurs (Guédès, 1969 d). Très fréquemment, on le sait, plusieurs carpelles sont unis en un gynécée, qui en apparence au moins correspond à la transformation de la région terminale tout entière de l'axe floral.

La « terminalité » du carpelle ou du gynécée a été utilisée par certains auteurs pour nier la nature phyllomique de celui-ci, comme celle du cotylédon des Monocotylédones l'a été à la même fin. Comme dans ce dernier cas, on trouve en fait des gynécées apocarpes pluricarpellés où l'axe se prolonge normalement au-delà des derniers carpelles (voir par exemple les cas de *Ranunculus acris* L. : Arber, 1937, *Drimys winteri* Forst. Tucker, 1959 ou *Magnolia* × *soulangeana* : Leinfellner, 1967). L'axe peut aussi se prolonger librement au-delà de l'insertion des carpelles unis par ailleurs en un gynécée syncarpe (cas d'*Aloe eru* et *Clerodendron thomsonae* Balf. : Leinfellner, 1950; d'*Ochroma lagopus* Sw. : Venkata Rao, 1954). D'autres fois, il est uni aux carpelles mais facile à reconnaître parce qu'il possède encore ses faisceaux à orientation normale, formant un cercle intérieur à celui des faisceaux placentaires inversés (cas de plusieurs Éricacées : Van Tieghem, 1869 ; Eames, 1951, 1961, p. 234). Dans le cas de carpelles uniques apparemment terminaux, il arrive que l'examen ontogénique montre leur naissance latérale (cas des *Acacia* : Newmann, 1936 a et b), mais il se peut aussi que l'ontogénie et l'histogénie montrent qu'effectivement toute la pointe de l'apex est utilisée pour former la « sole » carpellaire ; c'est le cas de *Drimys lanceolata* (Poir.) Baillon (Tucker et Gifford, 1966).

Il est probable que ce dernier cas soit très général. Brooks (1941) souligne aussi que chez *Amygdalus*, l'apex tout entier devient méristématique au moment de la formation du carpelle ; tout l'apex est mis en cause par cette production. Newmann admettait que chez *Acacia*, le sommet de l'axe se trouve enveloppé par la paroi carpellaire et forme le fond de la cavité carpellaire (voir aussi Sampson et Kaplan, 1970). Toutefois, dans le cas du Trèfle, nous verrons (cf. aussi Guédès, 1967 a) que le carpelle se trouve légèrement surélevé sur un petit « gynophore » qui est pétiolaire, donc carpellaire. L'apex de l'axe floral, dans ce cas, ne saurait donc former la base de la cavité carpellaire. Il se prolonge directement par le pétiole carpellaire. Même pour des carpelles où un tel gynophore n'est pas visible, si on observe une activité mitotique dans l'apex floral au niveau de la future région basale du carpelle, on peut penser que les tissus mis en place sont aussi carpellaires, et tout l'apex est donc impliqué dans la formation du carpelle. Mais, dans les cas les plus variés, la tératologie montre l'aptitude de l'axe floral à proliférer après avoir formé des carpelles presque parfaits. Dans ces cas (voir Guédès, 1966 a, 1967 a), aucun des éléments des carpelles n'est incorporé dans l'axe, qui ne fournit donc aucune partie au gynécée normal. Il est alors utilisé totalement à la formation de tissu carpellaire phyllomique.

La « terminalité » probablement très générale du carpelle unique ne doit absolument pas conduire à nier sa nature foliaire. Nous avons déjà dit que la même chose se trouve en ce qui concerne le cotylédon des Monocotylédones. On a signalé des feuilles terminales tératologiques chez les Dicotylédones (*Gesneria gerloffiana* Kunth et Bouché : Morren, 1850), mais surtout on sait que normalement des apex végétatifs peuvent être presque totalement utilisés pour former des feuilles végétatives, de sorte que chaque feuille semble naître de la base du primordium précédent, c'est ce qui se voit (Troll et Weber, 1953) au début du développement du *Juncus bufonius* L. Par la suite, l'axe devenant plus volu-

Source : MNHN, Paris

mieux, un apex apparaît et les feuilles naissent latéralement. Leur signification morphologique n'a évidemment pas changé pour cela. C'est de cette façon sans doute qu'on doit interpréter la formation des premières feuilles des Fougères leptosporangiées les unes à partir des autres en apparence, phénomène qui avait conduit Chauveaud (1926) à sa conception phyllorhizaire. D'autres exemples de tels faits sont cités par Troll (1937, p. 251-258), en particulier chez les Podostémonacées. Chouard (1937) a mis aussi en évidence ce mode de développement chez des plantes bulbeuses (*Endymion*, *Crocus*).

1. Organisation générale du carpelle

Van Tieghem (1875) avait déjà montré que très souvent le carpelle possède trois faisceaux principaux, un dorsal (médian) et deux marginaux envoyant des rameaux aux ovules. Il montrait dans bien des cas comment l'axe floral s'épuise en produisant un certain nombre de ces trios vasculaires destinés aux carpelles. Certains carpelles (*Hyacinthus orientalis* L. par exemple) ont deux faisceaux marginaux de chaque côté, ou plus de deux faisceaux (*Tulipa gesneriana*). Chez la Tulipe, Van Tieghem indiquait en effet l'existence de deux faisceaux latéraux et de plusieurs faisceaux « marginaux » dans le carpelle qui à sa base ne présente, comme celui de la Jacinthe, que les trois faisceaux habituels. Néanmoins, Velenovský (1907, p. 960) figurait encore un carpelle typique comme présentant un seul faisceau médian principal. C'est à Eames (1931) qu'on doit d'avoir insisté sur le caractère trifasciculé de l'insertion du carpelle, qui lui apparaissait comme un phyllome « palmé ». Il rapprochait bien entendu cela de l'insertion trifasciculée de la majorité des feuilles végétatives. Mais il ne s'agissait que d'une modernisation des conceptions de Van Tieghem.

On a trouvé divers carpelles présentant dès leur base plus de trois traces principales. Dans le cas des Crucifères (voir Guédès, 1965 h), les faisceaux inversés irriguant les ovules (faisceaux placentaires) naissent séparément par rapport aux traces médianes et latérales (faisceaux du replum) et Eames et Wilson (1928) se fondaient sur ce fait pour admettre l'existence de quatre carpelles dans ce gynécée. Les faisceaux irriguant les ovules dans le carpelle des Rosacées sont souvent aussi insérés séparément par rapport aux trois autres faisceaux. Ceci se voit dans les taxons qu'on peut considérer comme primitifs du fait de l'absence de soudure des marges carpellaires, des deux téguments ovulaires, etc. (Sterling, 1953 ; 1964-1966). Comme la feuille végétative n'a que trois traces, Sterling envisage d'expliquer les deux ovules irrigués par leurs faisceaux placentaires comme les restes d'un arbuscule ovulifère surajouté à la partie foliaire stérile du carpelle.

Nous avons cherché à savoir si la transformation du carpelle en d'autres phyllomes permet de se faire une idée sur cette question. Si les faisceaux irriguant les ovules, que nous nommons faisceaux placentaires, sont homologues d'un élément axial, lorsque le carpelle se transforme en une structure purement foliaire, ils doivent disparaître en passant éventuellement dans une structure axiale.

a. *Cas des Crucifères*

Chez les Crucifères, chaque montant du replum possède un faisceau à orientation normale, se rendant au stigmate, et le plus souvent un ou deux faisceaux inversés placentaires irriguant les ovules. Ces faisceaux sont continus avec quatre petits faisceaux *a*, *b*, *c*, *d* (Puri, 1941, 1946) restant après l'émission par la stèle florale des faisceaux médians carpellaires et des faisceaux du replum.

On sait que le gynécée des Crucifères a été interprété comme comprenant deux, quatre, six carpelles, voire plus encore ; nous avons résumé ailleurs les nombreuses théories proposées (Guédès, 1965 h). La tératologie a montré (Brongniart, 1844) que la silique en se foliarisant sépare *deux* éléments latéraux foliacés qui montrent encore des restes d'ovules le long de leurs marges. A la suite de la découverte des faisceaux placentaires, Čelakovský (1902 b) a proposé de les interpréter en admettant que la marge de chacun des deux carpelles est reployée brusquement vers l'intérieur, emportant le faisceau le plus distal, le placentaire, qui devient donc inversé (schéma 9).

L'étude tératologique chez *Barbarea vulgaris* R. Br. (Rohweder, 1959), *Raphanus sativus* L., *Brassica oleracea* L. et *Brassica napus* L. var. *oleifera* (Guédès, 1965 h) montre effectivement que chaque faisceau du replum est un faisceau bivalent (fig. LIV/5) correspondant à l'union des deux latéraux des deux carpelles adjacents, et que les faisceaux placentaires sont deux faisceaux distaux de

Source : MNHN, Paris

chaque carpelle. S'ils s'insèrent normalement sur la stèle florale, ils sont émis tératologiquement par les latéraux, et finalement ne se différencient plus lorsque le carpelle est devenu une pièce sépaloïde. Au cours de la foliarisation du gynécée, le septum disparaît. Jamais on ne voit les faisceaux des replums et les placentaires former la vascularisation d'un second verticille de carpelles, ou d'éléments axiaux, tandis que les bourgeons axillaires des carpelles se développent très souvent (fig. LfV/1), mais n'ont rien à voir avec les éléments du gynécée normal, dans lequel ils *manquent*.

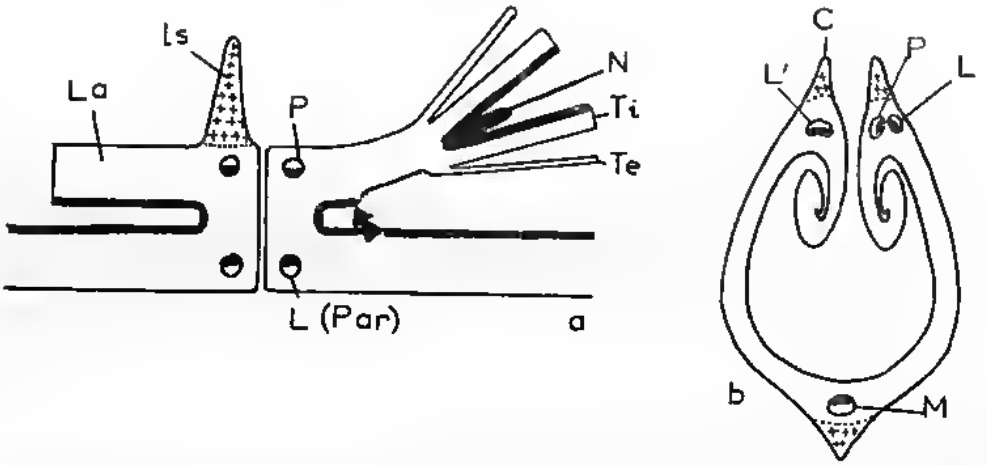


Schéma 9. — **a.** Schéma de l'organisation d'un replum du gynécée des Crucifères. Les parois des deux carpelles adjacents sont reployées le long de deux lignes situées entre les faisceaux latéraux (ou pariétaux) et placentaires de sorte que ces faisceaux soient opposés l'un à l'autre. Elles se prolongent à l'intérieur de la cavité en deux lames ovulaires normalement « métamorphosées » en ovules. A l'endroit du repli, chaque lame carpellaire forme vers l'intérieur une lame septale, congénitalement unie à celle de sa voisine en un hémi-septum. Les deux faisceaux latéraux sont normalement unis en un faisceau synlatéral et les deux placentaires très souvent unis en un placentaire commun. **b.** Schéma d'un carpelle de Renonculacée par exemple montrant le reploiement des marges vers l'intérieur pour former les ovules. L'inversion du faisceau latéral (à gauche) ou l'existence de deux faisceaux latéral et placentaire subopposés met cet involution en évidence. Les régions d'« insertion » des ovules forment de plus des crêtes (fausses marges) prises à tort pour la paroi carpellaire proprement dite. Une telle crête s'est formée aussi au niveau du faisceau médian.

L, *L'* faisceaux latéraux, *Lo* lame ovulaire, *ls* lame septale, *P* faisceau placentaire, *Par* faisceau pariétal, *M* faisceau médian, *N* nucelle, *Te* tégument externe, *Ti* tégument interne de l'ovule. La surface morphologiquement interne est indiquée par un trait épais.

Les régions les plus distales de la paroi carpellaire existent sous forme de languettes tissulaires continues (LIV/1, *Lo*) ou lames ovulaires dans un carpelle très foliarisé. De nombreux intermédiaires montrent que celles-ci correspondent à la foliarisation de la rangée d'ovules, qui apparaissent souvent encore sous forme de simples dents porteuses d'un nucelle (LIV/1). Nous étudierons plus en détail cette transformation.

Ainsi le carpelle des Crucifères est un phyllome qui possède deux traces de plus que le sépale, trifasciculé chez *Brassica* et *Raphanus*. Son homologie avec lui et avec une feuille ne peut être contestée pour cela.

b. *Cas de* Prunus paniculata (Guédès, 1966 c)

Il était intéressant d'étudier un *Prunus* puisque Sterling s'appuie sur le carpelle de ce genre pour fonder son hypothèse (voir ci-dessus).

Le carpelle normal présente en effet deux faisceaux placentaires irriguant les ovules et issus séparément de la stèle florale, ou bien unis à leur extrême base en un ventro-médian (fig. XXVI/1-5). Une région peltée est normalement très réduite à la base du carpelle. Les faisceaux placentaires peuvent d'ailleurs manquer dans des carpelles de forme encore subnormale, mais stériles (fig. XXVII/1-5). Dans le carpelle transformé en une lame foliacée (fig. XXVIIf/1-2, 5, 8-9), les placentaires sont souvent encore reconnaissables, et insérés sur la stèle florale ou bien sur les faisceaux latéraux, dont ils appa-

Source : MNHN, Paris

raissent comme des rameaux, de même que les faisceaux placentaires des Crucifères (fig. XXVII/28-31, XXVIII/5, à gauche, 9). Les placentaires se perdent dans le réseau vasculaire de la partie supérieure de la lame carpellaire encore terminée par un style. Ce phénomène peut d'ailleurs affecter aussi les latéraux (fig. XXVIII/8, carpelle pétaloïde). Enfin les placentaires peuvent devenir tout à fait indistincts (XXVIII/5, à droite), mais on ne les voit jamais passer dans un organe séparé du carpelle.

Lorsque le carpelle est pétaloïde sur une de ses marges (XXVIII/7-8), le placentaire peut encore exister (XXVIII/7) ou disparaître (XXVIII/8). Dans le cas de la figure XXVIII/7, un placentaire existe encore du côté pétaloïde tandis qu'il est disparu du côté encore vert. Le fait que le latéral devienne indistinct à la partie supérieure de l'organe de la figure XXVIII/8 est compréhensible puisque dans le pétale normal, le latéral n'est pas distinct non plus dans la moitié supérieure.

Si l'on admettait que le placentaire est un élément axial, on voit qu'il faudrait penser que dans le phyllome de la figure XXVIII/7, une région latérale pétaloïde est séparée du faisceau médian qui lui correspond par un élément axial pourtant fusionné en haut et en bas avec le faisceau latéral, donc avec le phyllome proprement dit.

Là aussi le carpelle possède deux traces supplémentaires par rapport à la feuille, mais les faisceaux ainsi surajoutés peuvent apparaître comme des rameaux des faisceaux latéraux et disparaître progressivement lorsque le carpelle se transforme en un phyllome où ils n'existent pas. Ils sont alors « noyés » dans un réseau vasculaire distal au faisceau latéral, dont les diverses mailles ne s'organisent plus de façon à former un faisceau continu.

c. *Cas de l'Ancolie* (Guédès, 1968 h)

Chez *Aquilegia vulgaris*, comme chez *Aquilegia formosa* (Brouland, 1935 ; Tepfer, 1953), *Nigella diversifolia* Franch. et *Aconitum lycoctonum* L. (Brouland, 1935), la région d'insertion des ovules comporte deux faisceaux, un latéral et un placentaire (fig. L/14) qui ne sont pas ici opposés, à la différence de ceux d'*Aquilegia formosa*. La région inférieure du gynécée (L/9-12) montre que chaque marge carpellaire reçoit deux faisceaux, tandis que du tissu stélique résiduel subsiste sous forme de faisceaux inversés ; il s'agit d'un tissu résiduel de l'axe floral, recourbé vers l'intérieur, d'où son orientation particulière (Tepfer, 1953, fig. 31, p. 547). Les deux traces placentaires du carpelle s'unissent par leur liber (L/12) en un ventro-médian, qui se sépare peu après en ses deux constituants (placentaires) pour former les couples de faisceaux de chaque marge (L/14). Ces couples se prolongent au-dessus de la région fertile dans une grande partie du style.

Dans un carpelle légèrement foliarisé les mêmes faits s'observent encore, et les placentaires se prolongent tout le long des marges munies d'ovules foliarisés. Mais dans des carpelles plus modifiés (fig. L1/1-2), les faisceaux placentaires n'atteignent que le niveau des ovules les plus inférieurs. Les ovules supérieurs ne sont irrigués que par les faisceaux latéraux, et à la limite des deux zones, des ovules (*b*, fig. L1/1, *c*, fig. L1/2) sont irrigués à la fois par les deux faisceaux. Dans les carpelles normaux de *Saxifraga* (Morf, 1950), les rangées d'ovules peuvent aussi être irriguées en partie par les faisceaux placentaires, en partie par les faisceaux latéraux.

Dans des carpelles beaucoup plus modifiés, à ovules représentés seulement par quelques dents (fig. L11/1-3), les placentaires apparaissent comme des rameaux des latéraux. Ces rameaux peuvent être insérés tout près de la base (L11/1), ce qui rappelle la disposition normale, ou vers le milieu du pétiole carpellaire (fig. L11/2, à gauche), ou seulement à la base du limbe (L11/2, à droite ; L11/3) ; ils deviennent finalement indistincts.

Toutes ces transformations sont très comparables à celles que l'on a vues chez les Crucifères et le *Prunus*.

Comme le sépale et le pétale foliacés, le carpelle d'Ancolie montre souvent deux forts faisceaux intermédiaires *Ma* entre les médians et les latéraux. La transformation du carpelle, dans notre matériel, n'allait pas au-delà de la formation d'une lame foliacée entière et pétiolée, à trois faisceaux principaux. Mais il est clair qu'en cas de foliarisation plus avancée, des faisceaux longitudinaux se différencieraient au-delà des latéraux. Les deux faisceaux irriguant les éléments latéraux inférieurs des folioles latérales (fig. IV-V) semblent correspondre aux faisceaux placentaires du carpelle ; ce sont les faisceaux 2 et 2′. Les placentaires disparaissent ici parce que la foliarisation ne mène que jusqu'à un phyllome sépa-

Source : MNHN, Paris

loïde à trois faisceaux principaux ; si le carpelle se transformait en feuille végétative, il est probable que les faisceaux placentaires deviendraient les faisceaux 2 et 2′ de celle-ci.

Le carpelle correspond donc à la fois à l'élément foliaire médian de la feuille végétative, irrigué par le faisceau médian et deux faisceaux unis à leur base aux deux latéraux (ici les faisceaux *Ma*), et aux éléments foliolaires latéraux irrigués par les faiseeaux latéraux (*1-1′*) et deux autres faisceaux *2-2′*, les placentaires. Puisque dans le carpelle normal, les ovules sont insérés un peu au-dessus du fond de la loge, tandis que dans le carpelle foliarisé, la lame ovulifère est portée par une sorte de pétiole, il est probable que ce dernier soit l'homologue de la très courte région stérile inférieure du carpelle et du pétiole de la feuille végétative.

Enfin la base du pétiole carpellaire est congénitalement close, comme celle du carpelle normal (fig. LII/1-3) ; il s'agit de la portion peltée du carpelle sur laquelle nous reviendrons.

d. *Cas de* Merremia angustifolia

Le carpelle de *Merremia angustifolia* présente aussi deux faisceaux placentaires distaux par rapport à deux latéraux. Lors de la foliarisation, ces deux placentaires disparaissent, tandis que les deux latéraux se prolongent d'abord sur toute la longueur du limbe, puis se restreignent à l'irrigation des dents latérales, lorsque le carpelle a acquis la forme d'une feuille végétative (fig. XXIII/10-11).

e. *Cas de la Tulipe*

Chez la Tulipe, le carpelle possède à chaque région marginale trois ou quatre faisceaux placentaires distaux par rapport aux deux latéraux (ou pariétaux) unis chacun en général avec celui du carpelle voisin (fig. XLV/1). Ces placentaires apparaissent normalement comme des rameaux des latéraux (Van Tieghem, 1875 ; Guédès, 1965 c).

Lorsque les carpelles s'isolent, les placentaires diminuent de nombre, il n'en existe souvent plus qu'un (XLV/2-3). Par contre, lorsque le carpelle se tépalise, ce qui est fréquent dans les Tulipes doubles, les latéraux deviennent les faisceaux limitant la *vitta* (*1-1′*) et les placentaires les faisceaux plus distaux (*2, 3, 4-2′, 3′, 4′*). Ces faisceaux correspondent comme nous l'avons vu aux faisceaux principaux longitudinaux de la feuille végétative.

Ici les placentaires ont des homologues dans le tépale et la feuille. Tandis qu'ils s'insèrent sur les latéraux dans le carpelle, les faisceaux qui leur correspondent dans la feuille passent séparément dans l'axe. C'est donc ici la feuille qui a plus de traces que le carpelle, à l'inverse des cas précédents. Ceci est très général chez les Monocotylédones, où le carpelle est encore trifasciculé, quand la feuille est plurifasciculée.

Fig. XLIX. — *Nigella damascena*. — *1-6*. Coupes transversales dans un carpelle tératologique surnuméraire. *1*. Coupe au niveau de la zone transverse.

2-4. Région supérieure de la cavité carpellaire. Soudure post-génitale des marges.

5-6. Style. Cavité carpellaire très réduite. Grand développement des fausses marges dorsales.

7-9. Carpelle normal. Extrême base du style (*7*) et région moyenne de celui-ci. Cavité carpellaire inapparente par disparition de la surface adaxiale (*8*). Apparition (*8-9*) d'une cavité traumatique au-dessus du médian.

10. Carpelle d'un gynécée déformé à ovules hypertrophiés.

11. Région centrale d'un gynécée déformé à sept carpelles en partie libres.

12-17. Carpelle isolé surnuméraire. *12*. Coupe dans la région peltée.

13-14. Région à marges séparées. Ovules atrophiés ou représentés par une lame ovulaire (*14*, à droite).

15. Soudure post-génitale des marges au-dessus de la zone précédente.

16. Région supérieure de l'ovaire.

17. Style. Hypertrophie des fausses marges dorsales.

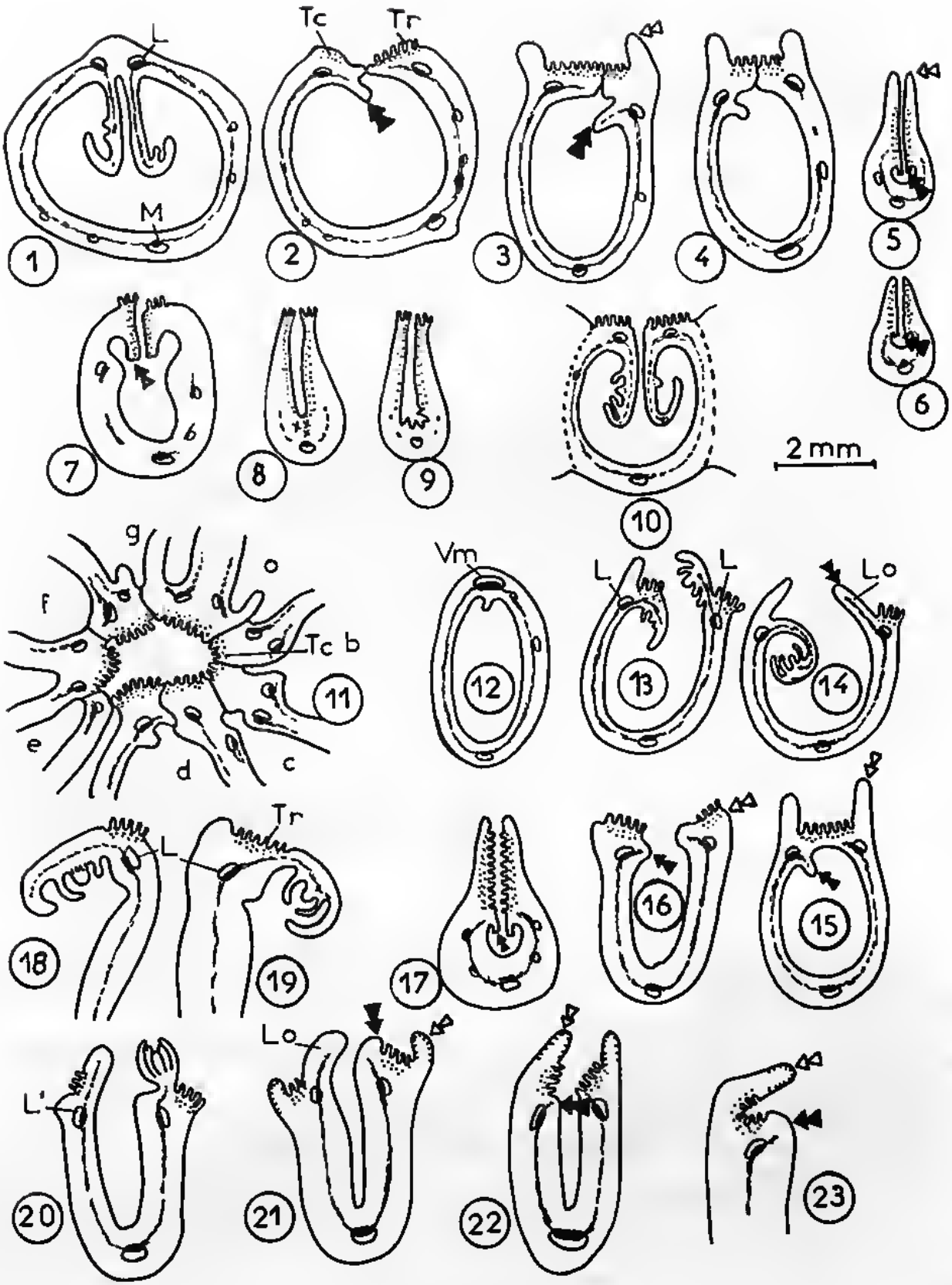
18-19. Marges ovulifères de carpelles tératologiques ; situation dorsale des tissus conducteur et récepteur, développement modéré d'une fausse marge au niveau placentaire.

20-22. Région à marges séparées d'un carpelle tératologique. Ovule orthotrope (*20*), lames ovulaires (*20-21*), ou disparition des deux formations (*22*). En *22*, la fausse marge semble prolonger la paroi ovarienne, mais s'en distingue par sa cuticule, absente sur la paroi et présente sur les fausses marges.

23. Autre marge comparable à celle figurée en *22*.

Flèches noires : marges vraies. Flèches blanches : fausses marges.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Lorsque le carpelle est staminisé (XLV/10-11), une de ses marges présente un sac pollinique, il n'y a pas de lame antérieure. Alors subsiste le faisceau latéral du côté staminisé (XLV/11). On retrouve la disposition rencontrée dans les stamino-carpelles.

Nous avons fait remarquer (Guédès, 1965 c) que la disposition à trois faisceaux principaux du carpelle et du tépale rapproche les phyllomes floraux de la Tulipe et des Monocotylédones de celle des Dicotylédones, citant comme exemple la corolle de *Datura meteloides* L. (XLV/13).

f. *Cas de* Trifolium repens

Dans le Trèfle, nous avons montré (Guédès, 1967 a) que le carpelle acquiert d'abord une sorte de gynophore tubulaire, à paroi ventrale membraneuse (fig. XXXIII/3), qui est foliaire et non axial. La région ventrale de ce tube est de moins en moins longuement close (XXXIII/4) dans des carpelles plus modifiés. Du côté ventral, ce tube se termine par une stipule (*S*) qui lors des transformations apparaît de plus en plus bas (XXXIII/4-8). Elle est formée de deux écailles, ce qui est normal pour une stipule médiane ; souvent ces deux écailles ne confluent pas tout à fait au niveau médio-ventral. Comme nous l'avons expliqué (*loc. cit.*), l'existence de cette stipule implique que les marges du pétiole qui les portent s'unissent l'une à l'autre en une zone transverse ; ces marges doivent ensuite se séparer puisque la lame carpellaire est évidemment bifaciale.

Les ovules se présentent sous forme modifiée mais avec encore des restes des deux téguments (Čelakovský, 1877), puis de simples « folioles » carpellaires (XXXIII/4-5), qui finissent par disparaître. Il arrive que des ovules soient représentés par de véritables folioles dentées.

Le carpelle reçoit un faisceau bientôt divisé en trois (un médian et deux latéraux). Dans le carpelle virescent (XXXIII/4-6), les trois faisceaux latéraux se prolongent d'abord dans toute la lame, mais ils peuvent aussi se rapprocher du médian, et ne plus atteindre l'extrémité supérieure de la lame (XXXIII/7). Finalement, ils ne passent plus dans la lame terminale, qui a alors la forme d'une foliole terminale typique (XXXIII/6). Nous avons rencontré un stade semblable dans la foliarisation du sépale. Les deux latéraux s'anastomosent maintenant au médian dans la région supérieure du pétiole et ne se prolongent pas plus loin.

Par ailleurs, des faisceaux médio-latéraux se différencient entre le médian et les latéraux (XXXIII/7-8). Ils sont unis à leur base aux deux latéraux, et de nouveau à ceux-ci à leur extrémité si ces latéraux se poursuivent dans le limbe, ou bien à l'anastomose qui unit les latéraux au médian (XXXIII/8). Il arrive (XXXIII/8) que les faisceaux latéraux soient anastomosés au médian tout en poursuivant leur course dans la lame carpellaire. Les folioles latérales se forment finalement (XXXIII/9) et le carpelle a alors la forme d'une feuille trifoliolée. Dans ce cas, les latéraux forment les faisceaux principaux des deux folioles latérales. Ils se prolongent au-delà de leur anastomose avec le médian.

Fig. L. — *Aquilegia vulgaris*. — *1-8*. Vascularisation d'un carpelle phyllodique. *1*. Émission du faisceau médian.

2. Carpelle de gauche : émission des latéraux. Recourbement du tissu résiduel *Tr* vers l'intérieur. Carpelle de droite : émission d'un placentaire.

3. Union des placentaires en un ventro-médian.

4. Séparation des placentaires. Émission par les latéraux d'un faisceau dans la paroi carpellaire. Placentaires et latéraux orientés suivant un angle de 90°. Début de l'ouverture de la suture ventrale.

5. Suture presque totalement ouverte sauf du côté externe.

6. Pétiole carpellaire ouvert, émission de rameaux par le médian et les latéraux.

7. Région marginale d'un pétiole d'un autre carpelle phyllodique.

8. Région de la fausse marge d'un limbe carpellaire portant un ovule foliarisé. Celui-ci remplace la marge vraie du pétiole, et non la fausse marge.

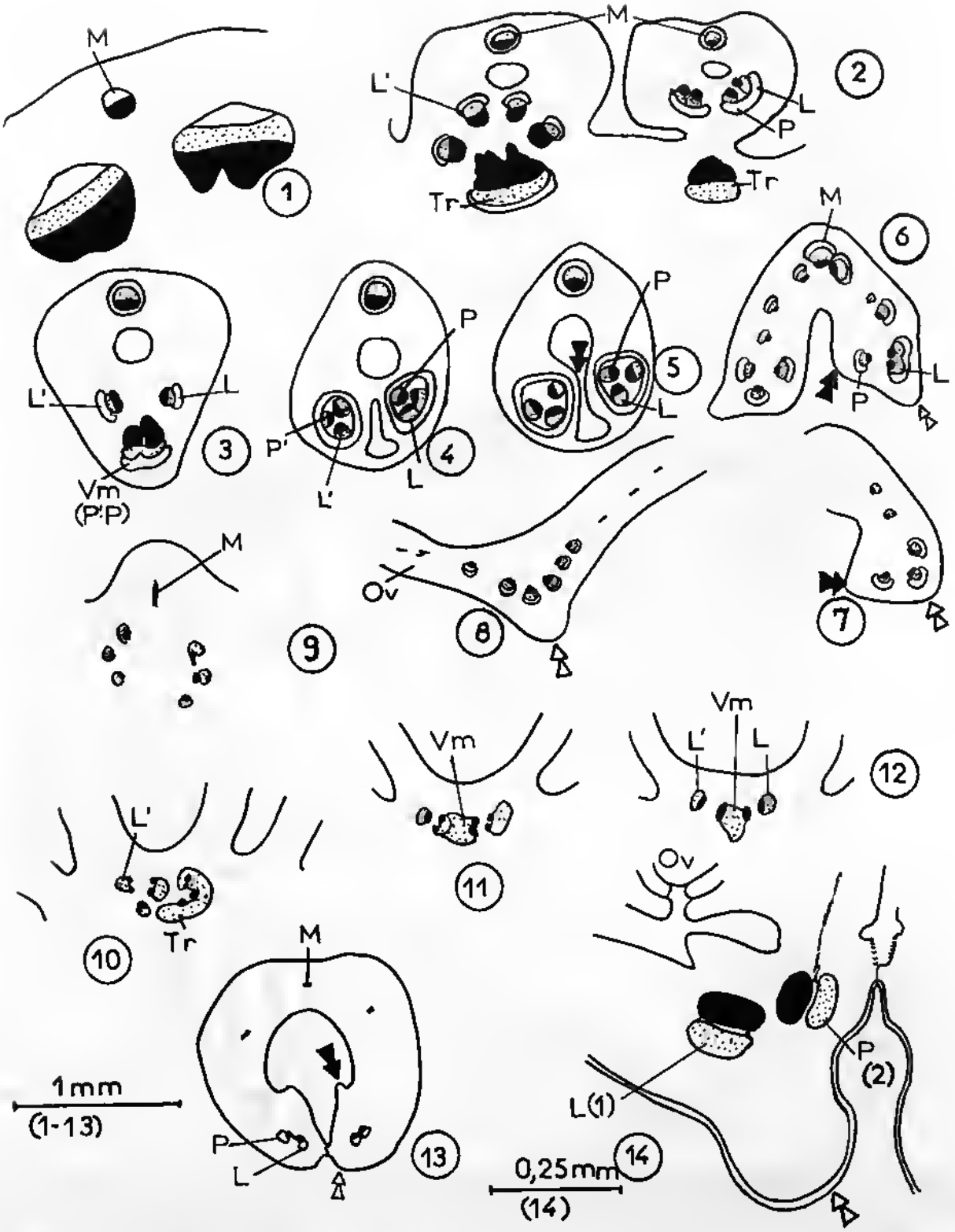
9-12. Vascularisation de la base du carpelle normal. Mêmes phénomènes que dans le carpelle phyllodique.

13. Base du style d'un carpelle normal, les placentaires sont contigus aux latéraux, la marge vraie, en continuité avec celle qui plus bas porte les ovules, est déplacée vers l'intérieur de la cavité fermée par soudure de la paroi *externe* suivant deux bandes longitudinales.

14. Détail de la marge ovulifère d'un carpelle normal montrant les deux faisceaux latéral (*1*) et placentaire (*2*) orientés à 90° l'un par rapport à l'autre.

Flèches noires indiquant les marges vraies, flèches blanches les fausses marges. Voir texte.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

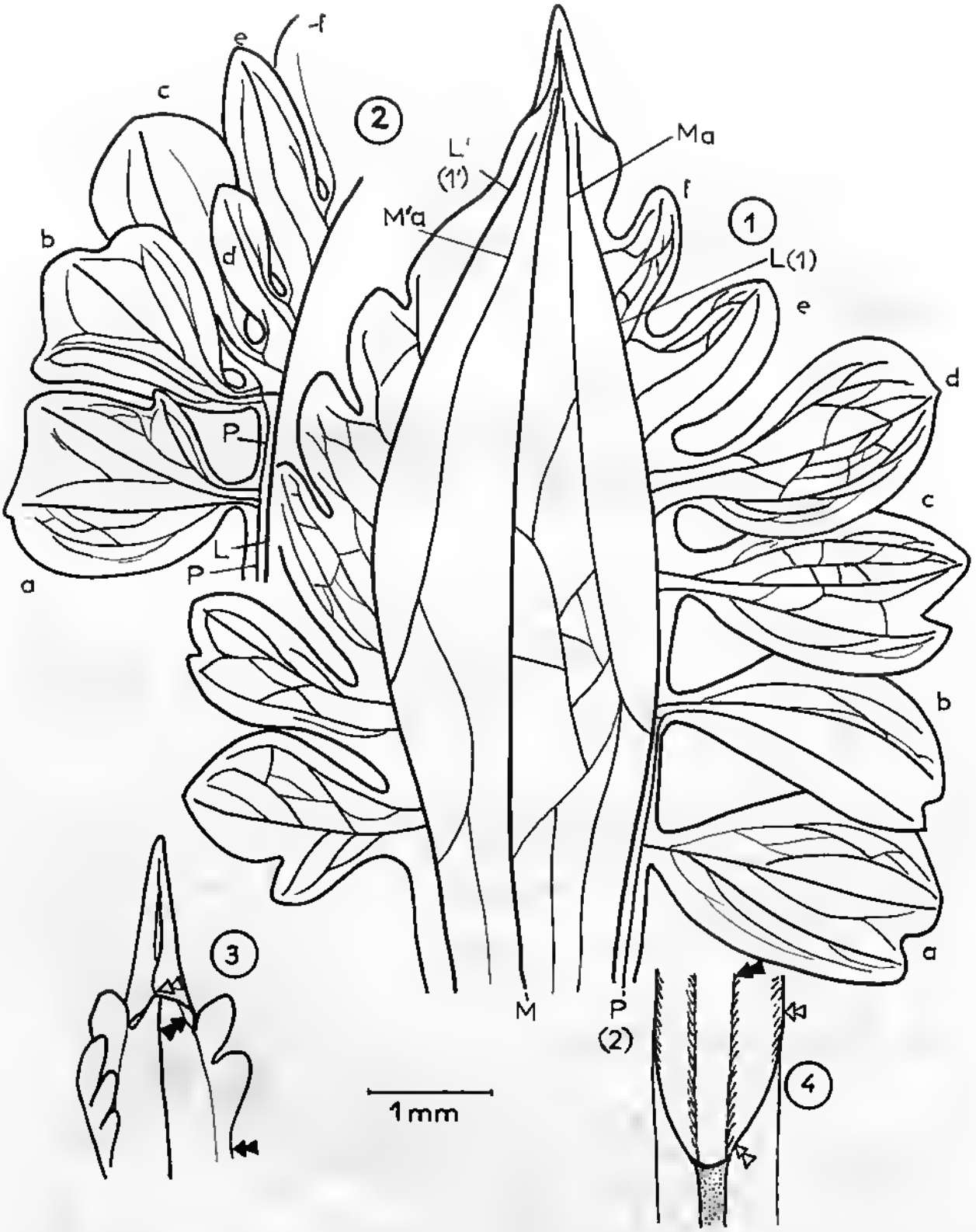


Fig. LI. — *Aquilegia vulgaris*. — *1.* Région terminale ovulifère d'un carpelle phyllodique à ovules foliarisés. Pas de faisceau placentaire sur la marge de gauche. Placentaire à droite, mais n'irriguant que les deux ovules inférieurs.

2. Marge d'un autre carpelle du même type. Placentaire irriguant les trois premiers ovules, mais no fournissant que des faisceaux latéraux aux ovules *b* et *c*.

3. Région supérieure d'un carpelle phyllodique. Les fausses marges (flèche blanche) se continuent au dos de la lame carpellaire, se rapprochent et forment les bords apparents du style réduit. Les marges vraies (flèche noire) disparaissent dans la cavité de celui-ci.

4. Région de la zone transverse du pétiole d'un carpelle phyllodique. Les fausses marges (flèche blanche) se rapprochent en avant, les marges vraies (flèche noire) s'engagent dans la cavité ainsi formée. Voir aussi figure L/*5-6*.

Source : MNHN, Paris

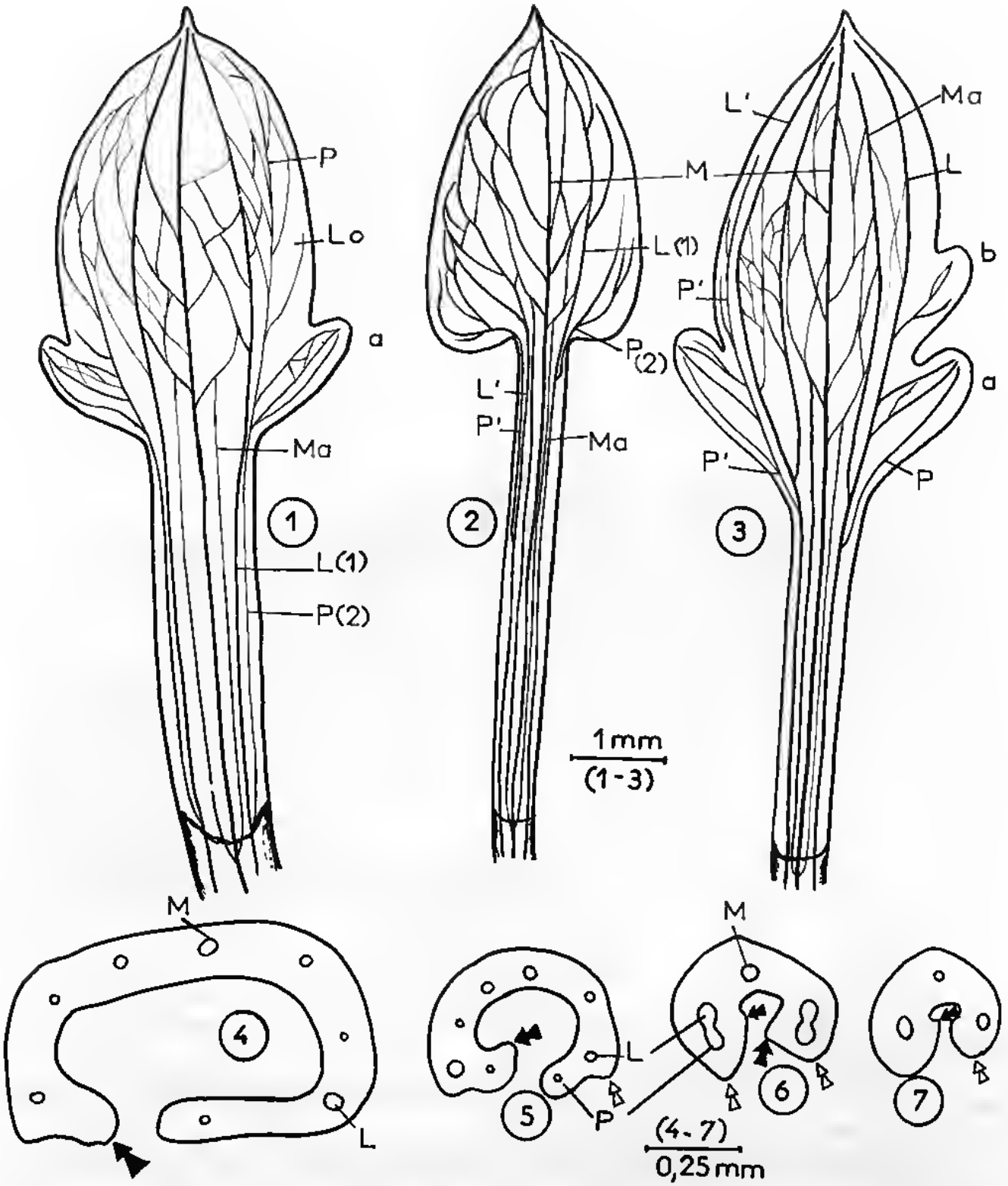


Fig. LII. — *Aquilegia vulgaris*. — *1-3*. Carpelles phyllodiques. Deux faisceaux placentaires sont bien développés en *1* ; ils naissent des latéraux à la base du pétiole et atteignent presque le sommet du limbe. Deux dents correspondent à des ovules. En *2*, les placentaires ne se forment qu'au milieu ou en haut du pétiole et ne dépassent pas la région inférieure du limbe. Pas d'indication d'ovules.

En *3*, trois ovules sont visibles, placentaire de gauche naissant en haut du pétiole, celui de droite « capturé » par l'ovule inférieur.

4-7. Coupes dans la base du style d'un carpelle phyllodique ; réduction de la surface ventrale, déplacement vers l'intérieur des marges vraies et confluence des faisceaux latéraux et placentaires.

Source : MNHN, Paris

La lame carpellaire du Trèfle semble donc correspondre à l'ensemble des trois folioles de la feuille végétative, puisqu'elle incorpore à la fois le médian et les deux latéraux. Elle ne correspond par ailleurs qu'au limbe de celle-ci. Dans un carpelle peu modifié (XXXIII/3), il est clair que le pétiole est surajouté par rapport au carpelle normal. On doit seulement remarquer qu'il correspond sans doute au très court gynophore normal (*G*, fig. XXXIII/2), plus développé dans d'autres genres (*Arachis*).

Chez l'Ancolie, nous avions vu aussi que le carpelle correspond à l'ensemble des éléments médians et latéraux de la feuille végétative et que le pétiole de celle-ci n'a pour homologue, dans le carpelle normal, que la très courte région stérile inférieure.

2. La morphologie du style et la situation des tissus conducteur et récepteur

On a proposé (Hanf, 1936) de nommer stylode le style d'un carpelle isolé pour le distinguer du style proprement dit, qui est plurivalent, et formé de plusieurs stylodes. Ce terme a toutefois l'inconvénient d'être formé comme celui de staminode, qui s'applique à une étamine *entière* modifiée. Nous employons ici le terme de style pour le prolongement terminal d'un seul carpelle.

Chez la Tulipe (fig. XLV/3-5), on observe (Guédès, 1965 e) que les bords ovulifères du carpelle se rapprochent ventralement de la région médiane (XLV/4, flèche) en approchant du très court style, de sorte que la surface morphologiquement dorsale du carpelle prend une importance croissante ; finalement, elle forme à peu près tout le pourtour du stigmate (XLV/5).

Les faisceaux placentaires se sont alors divisés en quelques petits rameaux inversés du côté adaxial de celui-ci. La surface du stigmate munie de tissu papilleux est donc, tant du côté externe que du côté interne, la surface morphologiquement externe du carpelle. Des papilles collectrices plus développées se trouvent au niveau du repli de cette face. Dans un carpelle un peu foliacé (XLV/8-9), une rangée d'ovules est remplacée par une lame verte discontinue qui porte encore sur sa face dorsale du tissu papilleux conducteur. Il est clair que dans le gynécée normal ou subnormal (XLV/1), c'est toujours la face dorsale du carpelle qui porte le tissu conducteur, puisque les carpelles sont involutés à ce niveau, ce qui rend inversés les faisceaux placentaires. Or le tissu conducteur est de leur côté libérien.

Chez *Sempervivum tectorum* (fig. XLI/1-5 ; Guédès, 1966 d), les ovules sont portés à l'extrémité de lames placentaires (placentation indirecte alaire, Van Tieghem, 1907), qui ne sont autres que les régions les plus distales de la lame carpellaire (XLI/2). A la base du style, ces lames se réduisent à des moignons et du tissu conducteur apparaît sur leurs surfaces en regard, qui sont les surfaces externes du carpelle. Les moignons se rapprochent alors l'un de l'autre et délimitent une petite cavité renfermant le tissu conducteur, tandis que la cavité carpellaire proprement dite diminue d'importance (XLI/3). Finalement cette dernière s'oblitère totalement, ainsi que la petite cavité ventrale, par développement du tissu conducteur de ses parois en une colonne pleine.

Fig. LIII. — *1-3. Lathraea clandestina.* — Coupes transversales du gynécée. *1-2.* Zone synascidiée. Latéraux adjacents unis en synlatéraux.

3. Zone ovulifère. Latéraux adjacents séparés.

4-6. Lathraea squamaria. — Coupes dans le gynécée. *4.* Région sympliquée stérile, à latéraux adjacents unis en synlatéraux.

5. Région sympliquée fertile, encore munie de synlatéraux.

6. Région sympliquée supérieure stérile, à faisceaux latéraux adjacents séparés.

7-8. Orobanche ramosa. — Régions inférieure (*7*) et supérieure (*8*) du placenta montrant la séparation des deux demi-placentas.

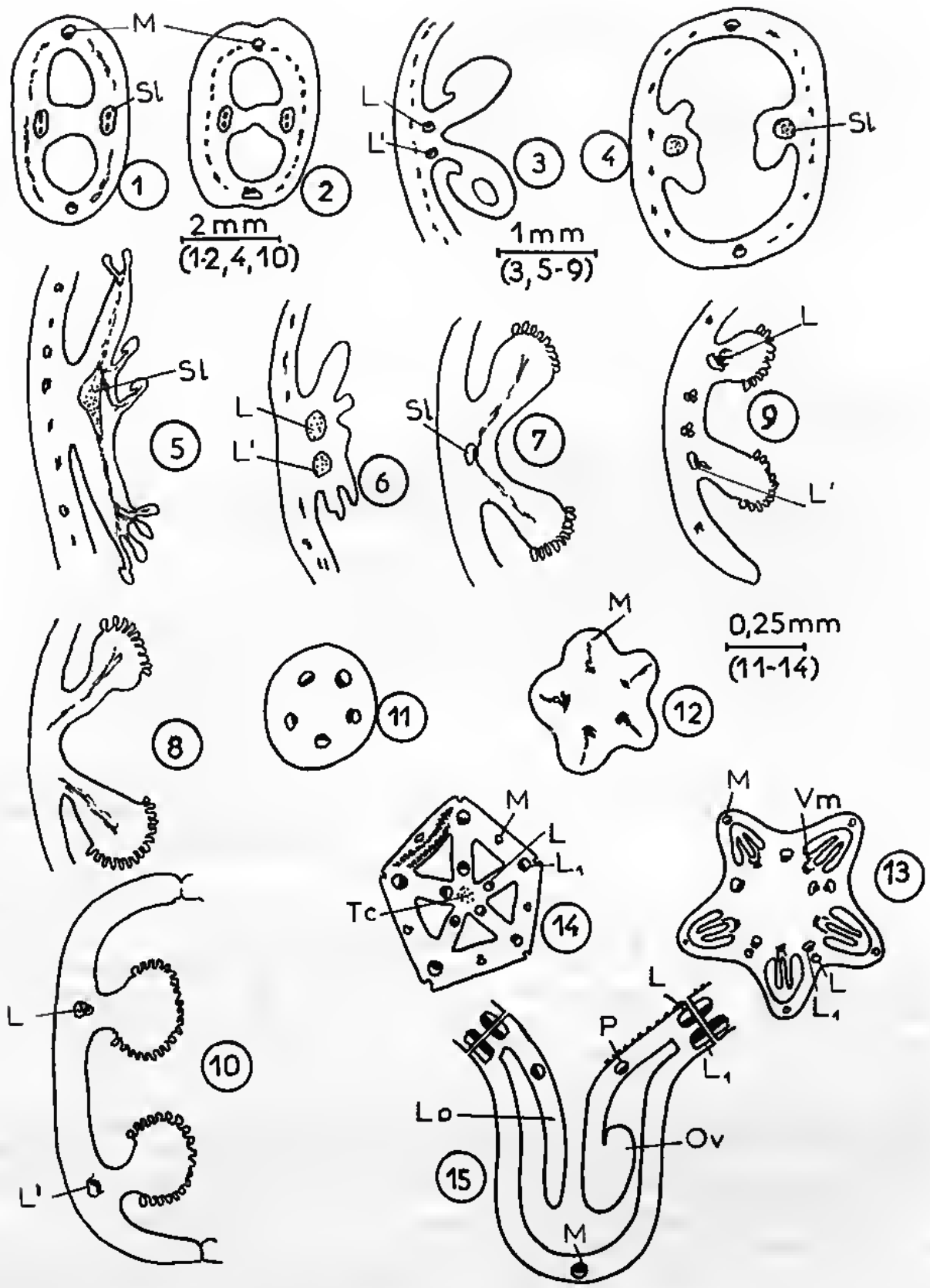
9. Orobanche hederae. — Demi-placentas séparés par une « fausse paroi » (voir texte) munie de petits faisceaux libériens.

10. Orobanche sp. — Cas général. Séparation très accentuée des demi-placentas.

11-14. Geranium columbinum L. — Coupes dans le pédoncule floral (*11*), l'extrême base de l'ovaire, montrant l'émission des médians carpellaires (*12*), la région ovarienne, avec division des faisceaux synlatéraux en deux faisceaux opposés (formation d'un replum), et le bec, à parois intercarpellaires munies de ces deux faisceaux (*14*).

15. Schéma interprétatif d'un carpelle de *Geranium*. La paroi carpellaire se reploie en un replum irrigué par les deux faisceaux opposés et forme les deux ovules.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

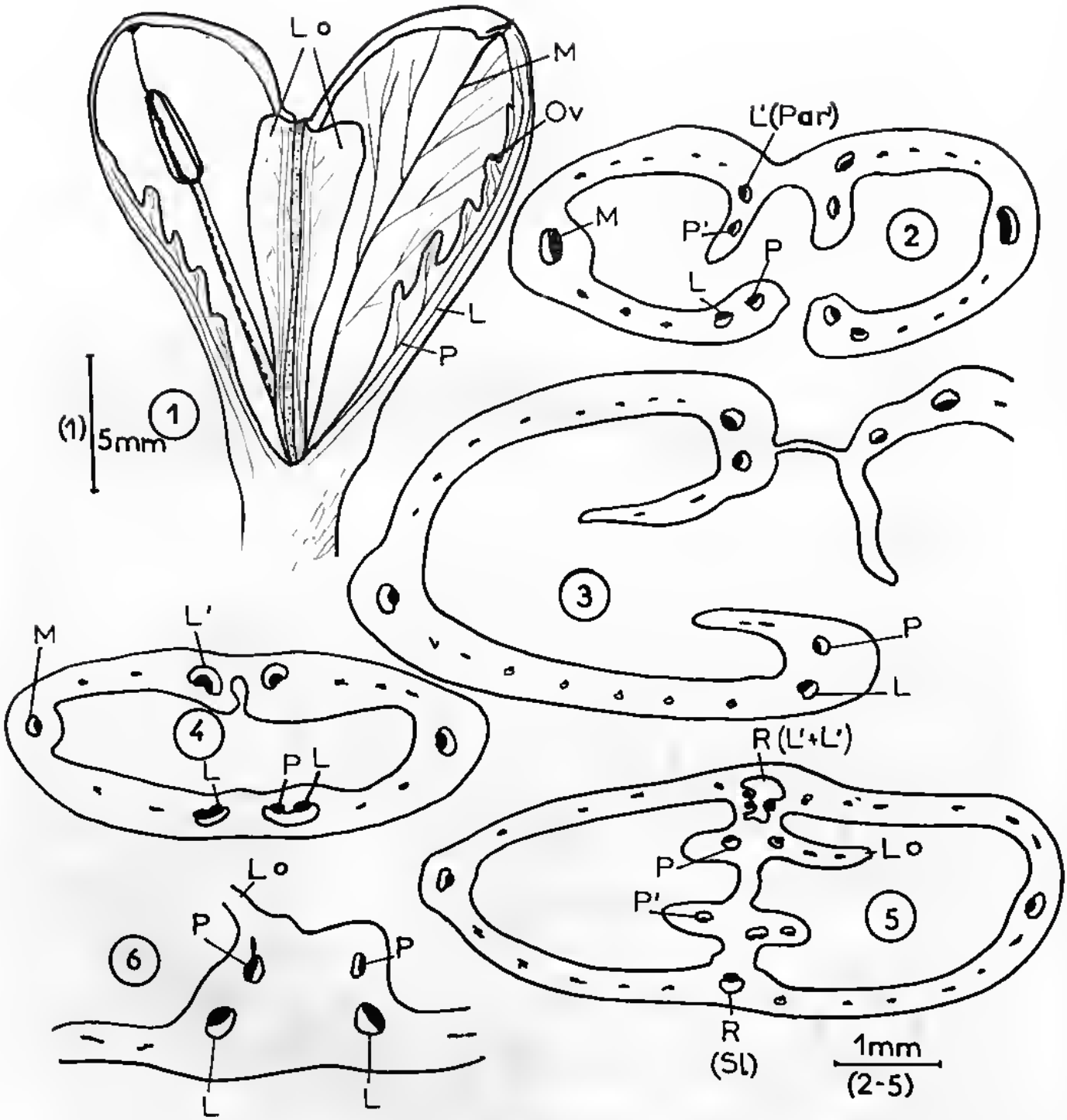


Fig. LIV. — *Raphanus sativus*. — *1.* Gynécée phyllodique ouvert d'un côté, à ovules réduits à des dents de ce côté. De l'autre, ovules transformés en deux lames ovulaires reployées à l'intérieur. Le carpelle de gauche abrite un bourgeon axillaire floral.

2-3. Coupes dans ce gynécée montrant le reploiement des parois carpellaires distales, munies chacune d'un faisceau latéral et d'un faisceau placentaire.

4. Coupe dans un gynécée phyllodique à un niveau où les latéraux n'ont pas encore émis les placentaires, le processus étant en cours pour le latéral inférieur à droite. Absence de lame ovulaire et de septum.

5. Coupe dans un gynécée phyllodique à un niveau où les faisceaux latéraux sont encore unis en synlatéraux (faisceaux du replum) ; celui du haut est toutefois en voie de division. Placentaires séparés. Lame ovulaire (en haut, à droite) bien développée et vascularisée.

6. Région d'union de deux carpelles à latéraux et placentaires séparés. Lame ovulaire à gauche.

Source : MNHN, Paris

Le tissu conducteur est donc là aussi formé par la face morphologiquement dorsale, il tapisse, dans la région inférieure du style une cavité qui n'est pas la cavité carpellaire proprement dite.

Chez *Nigella damascena* L. (Guédès, 1966 d), le style est formé d'une lame condupliquée en apparence (fig. XLIX/8-9), mais les parois internes de la cavité porteuses du tissu conducteur correspondent en fait à la face carpellaire morphologiquement externe. A l'extrême base du style en effet (XLIX/7), on voit que les marges qui plus bas sont garnies d'ovules (flèches) sont reployées vers l'intérieur et l'espace compris entre ces marges et le bord externe de la fente d'ouverture du carpelle est garni de tissu conducteur. Au-dessus, comme chez *Sempervivum*, la cavité carpellaire disparaît, mais une cavité traumatique peut se former (XLIX/9). Dans des styles de carpelles tératologiques, la structure peut être très nette car les marges vraies sont encore marquées par de petites protubérances au fond de la fente du style (XLIX/5-6, 17).

Dans le carpelle normal (Rohweder, 1967), au niveau ovarien, du tissu conducteur se trouve au niveau de la base des funicules, et du côté interne (côté du faisceau médian). Dans des gynécées tératologiques à carpelles disloqués (XLIX/11), il apparaît aussi sur la face dorsale, du côté externe. Dans des carpelles surnuméraires correspondant à la transformation d'étamines (XLIX/12-13), du tissu conducteur existe aussi à cet endroit, dans la région ovulifère ouverte. Les ovules sont alors fréquemment remplacés par des lobes foliacés, et la position dorsale du tissu conducteur est encore claire.

Chez *Cheiranthus cheiri* L. (Guédès, 1964 d), l'étude d'étamines carpelloïdes montre que les tissus récepteur du stigmate et conducteur de l'ovaire sont situés dorsalement et plus près de la région médiane que les ovules, dont on sait par l'étude des virescences qu'ils forment la région la plus distale (lame ovulaire) de la paroi carpellaire. La surface ventrale se réduit à rien au niveau du stigmate. Le septum de la silique normale est d'ailleurs constitué en grande partie de tissu conducteur, et il est formé par la prolifération de deux régions internes (hémi-septums) des deux replums (Payer, 1857, p. 212 ; Schacht, 1865, pl. 2 ; Roth, 1956 ; Fisk et Millington, 1959, 2, pl. 4). Ces zones internes correspondent (schéma 9 *a*) à la surface morphologiquement externe, puisque les replums sont repliés sur eux-mêmes. Plus précisément, chaque hémi-septum ainsi formé doit correspondre à l'union congénitale de deux lames septales formées par les proliférations des zones de reploiement des deux marges carpellaires adjacentes.

Chez *Prunus paniculata* au contraire (Guédès, 1966 e), le tissu conducteur est situé sur la face ventrale du carpelle, ce qui se voit nettement lorsque la base du style est foliarisée (fig. XXVIII/1-2 ; en coupe fig. XXVII/12-16). Ce tissu se trouve alors au niveau du faisceau médian et sur la face ventrale. Au niveau du style, la face dorsale est seule apparente à l'extérieur et enveloppe la colonne de tissu conducteur.

Chez *Aquilegia vulgaris*, nous n'avons pas étudié le tissu conducteur, mais il est clair que la surface morphologiquement dorsale joue le rôle le plus important au niveau du style, les marges de celui-ci, visibles de l'extérieur (fig. LII/7) sont de fausses marges qui se continuent par des côtes *dorsales* dans la région fertile. Les vraies marges carpellaires, celles de la lame ovulaire, ou dans le carpelle normal, celles qui correspondent à la ligne d'insertion des ovules, se poursuivent à l'intérieur de la cavité du style (LII/6-7, fléche noire), tout à fait comme chez la Nigelle. Ceci au moins dans les cas tératologiques. Le style de chaque carpelle de *Coriaria ruscifolia* L. enfin est indiscutablement unifacial (Guédès, 1971 a), tandis que celui du carpelle de *Liriodendron tulipifera* L. est subunifacial (Guédès, 1968 i). Le tissu conducteur peut donc être porté par les faces externe ou interne du carpelle, mais la face externe semble beaucoup plus souvent en cause. De plus, les styles montrent une importance prépondérante de la surface externe, ils sont souvent unifaciaux ou subunifaciaux, même lorsqu'ils semblent condupliqués comme chez la Nigelle ou l'Ancolie. Baum (1953 a) avait déjà montré l'unifacialité de divers styles (*Armeria, Coriaria, Viscaria, Linum, Passiflora, Erythroxylon*).

L'unifacialité du style des gynécées syncarpes. La notion de septum apical

Dans des gynécées syncarpes, en particulier chez les Convolvulacées, les Scrofulariacées et quelques autres Tubiflores, on trouve (Hartl, 1962) une région qui domine la zone où les marges d'un même carpelle ne sont pas congénitalement unies (zone sympliquée de Leinfellner, 1950), et où ces marges sont de nouveau unies congénitalement. Il se forme ainsi un *septum apical* qui s'accroît vers le bas

Source : MNHN, Paris

pendant la croissance de l'ovaire. Les deux septums apicaux des deux carpelles sont soudés postgénitalement l'un à l'autre, puisque les deux carpelles naissent séparément.

Pour interpréter ces septums apicaux, HARTL a envisagé que chaque style pourrait être unifacial, sa région inférieure serait alors marquée par une zone transverse, qui pourrait proliférer vers le bas, comme l'opercule de la feuille de *Nepenthes*. Mais il a rejeté cette interprétation car il n'admettait pas que le style puisse être en fait unifacial, et a admis qu'un septum apical correspond à un cas limite de la « gynobasie » (voir schéma 10 *a*), dans lequel, seule la surface interne du carpelle a proliféré, formant donc une sorte de « ligule » dirigée vers le bas (HARTL n'utilise pas ce terme), ou rendant le style congénitalement uni à la paroi carpellaire. Dans ce cas (schéma 10 *b*), la région suturale d'un carpelle dans la région du septum apical serait marquée par l'existence de cette région « ligulaire » limitée tant à l'intérieur qu'à l'extérieur par la surface morphologiquement interne, et le style de chaque carpelle serait bifacial. VIDAL (1900) avait d'ailleurs envisagé une interprétation comparable dans le cas des Convolvulacées.

Des exemplaires tératologiques de *Merremia angustifolia* nous ont montré (GUÉDÈS, 1968 g) qu'en fait chaque style carpellaire est unifacial, et les faisceaux carpellaires latéraux peuvent s'y pour-

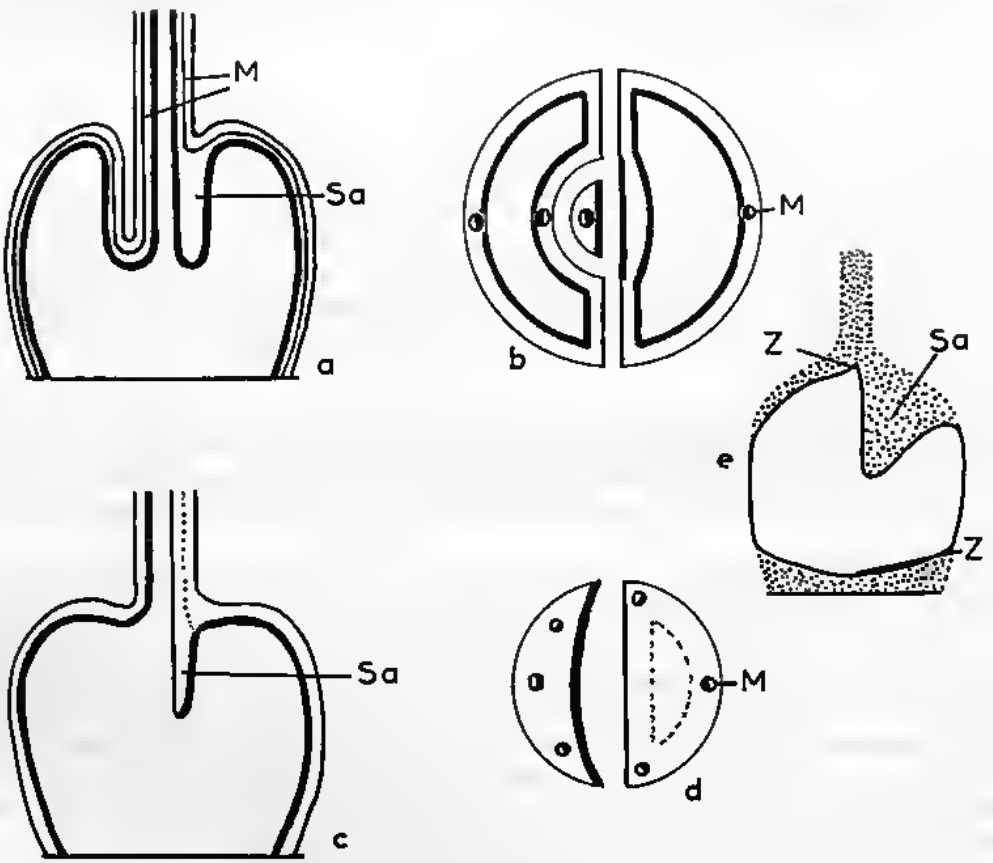


SCHÉMA 10. — Interprétation du septum apical. **a-b.** Interprétation de HARTL. Dans un gynécée à paroi dorsale bombée à gauche, coupes longitudinale et transversale), si le style est congénitalement uni à la paroi (à droite), on obtient un septum apical limité tant à l'intérieur qu'à l'extérieur par la surface carpellaire *interne* (en noir). Le style est bifacial. **c-e.** Septum apical de *Merremia*. Le style est *unifacial*. La face interne du carpelle (en noir), apparente dans l'interprétation de HARTL (**c**, à gauche, en coupe longitudinale, **d**, à gauche, en coupe transversale) ne l'est pas ici (**e**, à droite). Le septum apical est une prolifération de la zone transverse (**c**, à droite) de la base du style. Il est limité intérieurement par la face carpellaire interne et extérieurement par la face externe (**c**, à droite). En **e**, carpelle supposé isolé vu du côté ventral. Une première zone transverse existe en bas, limitant les régions synascidiée et symplicuée de l'ovaire. Une seconde zone transverse est visible à la base du limbe, à droite, elle a proliféré et formé un demi-septum apical. La surface morphologiquement dorsale est indiquée en pointillés.

M faisceau médian, *Sa* septum apical, *Z* zone transverse.

Source : MNHN, Paris

suivre à l'état inversé ou semi-inversé (fig. XXIII/15). Le carpelle possède un septum apical, mais on voit celui-ci s'ouvrir selon une suture ventrale (XXIII/13) qui peut se prolonger jusqu'au style qui s'ouvre alors de la même façon. C'est donc l'interprétation rejetée par HARTL qui est à adopter dans ce cas au moins (schéma 10 *e*) : le style est unifacial, et la zone transverse située à sa base prolifère vers le bas (à droite seulement sur le schéma) pour former le septum apical qui présente donc une face dorsale et une face ventrale (schéma 10 *c*, à droite).

3. La notion de replum

Nous avons déjà indiqué le repli brusque de la paroi carpellaire chez les Crucifères, qui est directement visible dans les virescences (fig. LIV/2-3, 5) et rend compte de l'inversion des faisceaux placentaires (schéma 9 *a*).

Chez *Aquilegia vulgaris*, les deux faisceaux inclinés l'un vers l'autre mais non opposés signalés (fig. L/14) au niveau de la région placentaire épaissie constituent aussi un replum, plus net chez *A. formosa*, où les faisceaux sont opposés (TEPFER, 1953).

Chez *Merremia angustifolia*, nous avons montré (GUÉDÈS, 1968 g) que les faisceaux placentaires inversés opposés aux faisceaux synlatéraux irriguent aussi un replum s'expliquant de la même façon que celui des Crucifères (fig. XXIII/5-6). Dans ce cas aussi, il y a un cadre dans lequel est tendu un septum formé principalement de tissu conducteur. Le fait que les faisceaux placentaires soient amphicribraux à la base nous a amené à proposer l'existence d'un double replum, détail que nous ne faisons que mentionner ici.

Le gynécée d'*Oxalis* (SAUER, 1933) comporte aussi deux faisceaux opposés l'un à l'autre au niveau de chaque paroi intercarpellaire. SAUER les a interprétés de la même façon que nous le faisons pour le cas des Crucifères ou du *Merremia*. Dans le gynécée des *Geranium* et de plusieurs genres voisins on trouve aussi (GUILLAUMIN, 1914 ; SAUER, 1933 ; GUÉDÈS, 1965 e) deux faisceaux opposés l'un à l'autre. Cette disposition apparaît dans la région ovulifère et est particulièrement nette dans le rostre (fig. LIII/13-14).

Dans le cas des *Geranium*, les ovules sont vascularisés par un faisceau ventro-médian dont chaque constituant passe dans un ovule. Il semble que ce ventro-médian soit constitué de deux faisceaux placentaires des carpelles ; on a alors un replum formé de deux faisceaux latéraux (*L* et *L* 1) du carpelle. Le cas est donc légèrement différent des précédents, mais le replum semble devoir être interprété de la même façon (LIII/15). Comme le tissu conducteur forme une colonne au centre du rostre, on voit aussi qu'il est formé par la face morphologiquement dorsale du carpelle (LIII/14, 15).

La disposition rencontrée chez les Crucifères n'est donc absolument pas spéciale à cette famille, et il paraît tout à fait inutile de vouloir concevoir des théories particulières pour expliquer le gynécée de ces plantes qui s'interprète très aisément comme les autres cas signalés grâce à la notion de carpelle muni de deux faisceaux placentaires distaux par rapport aux latéraux.

4. La notion de carpelle condupliqué

On sait que l'école américaine de BAILEY (voir BAILEY et SWAMY, 1951) a fait jouer un grand rôle aux carpelles de diverses Polycarpiques arborescentes (*Drimys*, *Degeneria*) où les ovules sont en apparence insérés à une grande distance des marges carpellaires. La placentation serait laminale et ce serait pour ces auteurs la disposition primitive chez les Dicotylédones. Les marges carpellaires ne sont pas congénitalement unies chez *Drimys piperita* HOOK. fil., elles le sont sur une grande longueur chez *Drimys winteri*. Les carpelles de genres voisins subissent diverses déformations secondaires.

LEINFELLNER (1965-1966) a montré qu'en fait tous ces carpelles ont une zone basale « peltée » (congénitalement close), mais il admet encore la notion de placentation laminale qui a été étendue aux carpelles des Renonculacées (TEPFER, 1953). Il est exact que l'examen ontogénique conduit à admettre que les ovules sont fondamentalement submarginaux (HUISGEN, 1890 ; SPROTTE, 1940). Mais nous avons déjà signalé que les virescences montrent la transformation de la rangée d'ovules en une lame ovulaire qui est la région distale de la paroi carpellaire elle-même. L'« insertion » des

Source : MNHN, Paris

ovules ne saurait donc être que strictement « marginale », aussi avons-nous pensé (GUÉDÈS, 1965 a, 1966 a, 1968 h) que la « paroi » carpellaire située distalement par rapport à l'insertion des ovules est une excroissance de la face dorsale du carpelle involuté, comme une lame septale de Crucifère (schéma 9 *b*). C'était déjà l'opinion de CRAMER (1864) qui avait étudié des virescences de *Delphinium elatum* L. On observe effectivement lors des virescences de Renonculacées, un bourrelet placentaire qui disparaît lorsque la foliarisation est avancée (voir aussi le cas d'*Helleborus foetidus* L., fig. LV1/10-11). L'orientation des faisceaux placentaires inversés ou retournés jusqu'à devenir opposés aux latéraux appuie évidemment cette façon de voir : si les régions distales étaient les parois carpellaires elles-mêmes, les faisceaux y seraient normalement orientés, c'est-à-dire perpendiculairement au médian.

ROHWEDER (1967) a montré que chez plusieurs Renonculacées, les initiales submarginales des parois carpellaires ne forment pas la région carpellaire distale par rapport à l'insertion des ovules, mais des divisions périclines des couches sous-épidermiques de la face dorsale du carpelle, près de la marge vraie qui, restée plus méristématique, produira les ovules, forment les fausses parois en question. Il s'agit donc bien de fausses marges, comparables à celles décrites dans les feuilles végétatives. C'est sûrement de cette façon que doivent être interprétées les crêtes stigmatiques des Wintéracées. TUCKER (1959) et TUCKER et GIFFORD (1966) indiquent d'ailleurs que des divisions périclines affectent à la fois les initiales marginales et leurs dérivés pour former les crêtes stigmatiques. ROHWEDER (1967) a fait remarquer que leurs figures peuvent parfaitement s'interpréter en admettant la formation de fausses marges à partir de cellules dorsales.

Nous avons rapproché la morphologie des carpelles dits condupliqués de celle des carpelles d'Orobanchacées (GUÉDÈS, 1964 b). Chez ces plantes en effet, on peut trouver deux placentas pariétaux normaux (*Lathraea clandestina* L., *L. squamaria* L., fig. LIII/1-6) ; chez *Orobanche ramosa* L., chaque placenta tend à se séparer en ses demi-placentas (LIII/7) et chez beaucoup d'*Orobanche* cette séparation est totale, les deux latéraux carpellaires sont libres également (LIII/9-10). Nous avons pensé que la paroi située entre les deux demi-placentas doit être formée par deux protubérances des surfaces dorsales des deux carpelles reployés vers l'intérieur et formant les placentas. Cette façon de voir devra en fait être confirmée par une étude tératologique. Quoi qu'il en soit, il n'est pas question d'admettre avec TIAGI (1951) ou TIAGI et SANKHLA (1963) qu'il existe quatre carpelles dans les gynécées d'Orobanches.

5. LA NOTION DE CARPELLE PELTÉ

Cette notion, due à TROLL (1932 a) et adoptée en particulier par LEINFELLNER (1950, 1951), SCHAEPPI et STEINDL (1950), SCHAEPPI et FRANK (1962), GAVAUDAN (1959) et DUPUY (1963), a été très souvent mal comprise de la plupart des auteurs qui l'ont discutée, en particulier de nous-même (GUÉDÈS, 1966 a).

En fait (GUÉDÈS, 1966 g ; ROHWEDER, 1967), l'opposition entre les partisans de la notion de carpelle pelté et les autres auteurs provient simplement d'un malentendu. Le carpelle pelté n'est autre chose qu'un carpelle dont les marges sont unies congénitalement dans la région inférieure. La notion d'union était tout à fait classique, le caractère congénital est souligné par la notion de peltation. La fente ventrale surmontant la zone non peltée peut à son tour être fermée, mais par soudure post-génitale. Nous avons repris cette discussion à propos du cas très démonstratif de *Coriaria ruscifolia* L. (GUÉDÈS, 1971 a).

Pour expliquer la peltation, nous nous étions inspiré (GUÉDÈS, 1966 g) des conceptions de BAUM (1952 c) et de EAMES (1961), pensant que le primordium carpellaire apparaissait en un point puis s'étendait en croissant. Si les bords se rapprochaient et se fondaient, la zone de croissance devenait circulaire et il se formait une zone transverse qui continuait à proliférer avec le reste de la paroi pour former la portion close du carpelle. Si le rapprochement des bords du croissant n'intervenait pas, le carpelle restait épelté ; s'il intervenait tard, tandis qu'une grande partie de la lame carpellaire était formée, la zone transverse formée n'était active que pendant la fin de la période d'activité des initiales submarginales du carpelle, et la zone close était très peu importante (carpelle à peltation latente).

Cependant, les observations publiées entre-temps (cas de *Drimys lanceolata* : TUCKER et GIFFORD, 1966 ; Renonculacées : ROHWEDER, 1967) nous conduisent à modifier cette façon de voir. Ces auteurs

Source : MNHN, Paris

nous apprennent que la première ébauche carpellaire est une sole formée par la prolifération d'une région latérale de l'apex ou de son sommet tout entier. Chez *Ranunculus sceleratus* L., on voit naître une paroi circulaire sur la sole. La croissance de celle-ci est tout de suite plus intense du côté dorsal. Chez *Aquilegia vulgaris*, on observe le développement sur la sole d'une zone en croissant dont les deux bords se rejoignent. Le phénomène que nous postulions existe donc, mais se produit sur la sole carpellaire. Chez *Nigella damascena*, il apparaît aussi sur une sole une zone de croissance en anneau qui forme la partie peltée du carpelle, puis la croissance abaxiale très importante par rapport à la croissance adaxiale conduit à la formation de la fente ventrale.

Chez *Drimys lanceolata* également, il se forme une sole terminale sur laquelle les parois carpellaires apparaissent d'abord sous forme de deux zones parallèles ; dans ces languettes se différencient des initiales sous-épidermiques. La prolifération s'étend aux deux zones de contact des deux lames : le côté de la zone transverse, où elle reste peu importante, et le côté du dos du carpelle.

Par conséquent, en ce qui concerne ces quelques cas, il faut admettre qu'une sole qu'on peut considérer comme un pétiole carpellaire unifacial se développe la première. Sur elle apparaît la paroi carpellaire, et les cellules qui sont en cause dans sa production peuvent être de plus en plus nombreuses pour former un croissant qui unit ses deux bords. Mais ceci se produit non sur l'axe, mais sur la sole.

De plus, la fente ventrale formée par la région où les marges ne sont pas unies congénitalement provient en grande partie, comme le souligne Rohweder, de ce que la croissance de la région dorsale est plus intense que celle de la région ventrale (zone transverse). Un carpelle peut donc présenter une zone transverse très tôt dans son développement et être à peine pelté, contrairement à ce que postulait la conception de Baum et nous-même.

D'ailleurs cette nouvelle façon de voir, bien plus voisine de celle de Troll (1932 a), permet le rapprochement avec la croissance de feuilles végétatives où seul le pétiole est unifacial. La zone transverse se montre cependant de bonne heure mais ne prolifère pas. Là aussi une ébauche unifaciale est formée par l'axe, puis apparaissent les initiales du limbe, qui n'est produit que par la région dorsale du primordium (1).

Nous avions fait remarquer (Guédès, 1966 g) que puisque les ovules ou les placentas qui les portent forment la région distale de la paroi carpellaire, il faut admettre que dans les cas d'ovules ou de placentas portés par la région suturale de la zone peltée du carpelle, l'union congénitale se fait le long de deux lignes de la surface *externe* du carpelle. Rohweder (1966, 1967) a adopté aussi cette façon de voir en montrant que chez les Caryophyllacées, les deux séries d'ovules de la région peltée s'écartent l'une de l'autre et en interprétant cela comme nous l'avions fait. Chez les Renonculacées, la région peltée du carpelle peut aussi, montre-t-il (1967), posséder une fente profonde au niveau de la suture, entre les bords ovulifères, qui marquent la marge vraie ; aussi l'union congénitale se fait-elle le long de lignes longitudinales de la face dorsale.

Les carpelles tératologiques d'*Aquilegia vulgaris* étudiés ici mettent bien ce fait en évidence. Dans un gynécée encore peu foliarisé mais muni d'un long pétiole à région inférieure peltée, on voit que dans la partie moyenne du pétiole (fig. L/6), la marge vraie est décalée vers l'intérieur (flèche noire), la marge apparente plus externe étant une fausse marge (flèche blanche), ce que confirme parfaitement l'orientation des faisceaux latéral et placentaire. En descendant vers la zone peltée, les fausses marges s'unissent d'abord (L/5) puis les marges vraies (L/4), les régions moyennes restant libres, ce qui entraîne la formation d'une cavité qui disparaît plus bas. Extérieurement (fig. L1/4), on voit parfaitement qu'une zone transverse est formée par les fausses marges (flèches blanches) tandis que les marges vraies passent à l'intérieur de la cavité. Ceci rappelle le mode de formation de deux zones transverses que nous avons signalé à la partie supérieure du pétiole de la feuille de *Ginkgo*. Ici, la région peltée est stérile et fermée par l'union de deux bandes distales de la surface dorsale du carpelle. Les lignes externes (fausses marges) et internes (marges vraies) de cette surface formant deux zones transverses à des niveaux différents.

(1) Dans l'ontogénie du carpelle de *Pseudowintera traversii* (Buch.) Dandy (Sampson et Kaplan, 1970), on observe la formation d'un tore méristématique autour de l'apex floral intact. Ce carpelle, comme celui du Trèfle (Guédès, 1967 a), est comparable à une feuille embrassante plutôt qu'à une feuille peltée. Les deux organisations ne sont pas fondamentalement distinctes, mais se réalisent à partir de régions différentes de l'apex.

Source : MNHN, Paris

Lorsque la zone peltée est fertile, la paroi carpellaire se prolonge au-delà de la surface d'union congénitale, vers l'intérieur, en deux lames formées par les demi-placentas ou les rangées d'ovules.

6. L'interprétation de l'ovule et du placenta

L'interprétation de l'ovule des Angiospermes a été la source d'innombrables discussions. La comparaison classique entre graine et bourgeon conduisit d'abord à voir en lui un bourgeon, conception que Schleiden en particulier tenta d'appuyer sur l'étude ontogénique. Cette vue était liée en partie avec l'interprétation axiale du placenta. Toutefois de Candolle (1827) considérait l'ovule comme un bourgeon porté par les bords de la feuille. Certains admirent que le nucelle seul a la valeur d'un axe.

Les discussions soulevées au siècle dernier par ce problème sont résumées par Worsdell (1904). La tératologie fut employée en particulier par Brongniart (1844), Reissek (1843), Cramer (1864), Čelakovský (1875-1884), Velenovský (1882) et Pax (1882), conduisant ces auteurs à l'adoption de la théorie foliolaire de l'ovule (1). C'est à cette façon de voir que conduisaient aussi les travaux anatomiques de Van Tieghem (1875), puisque les ovules sont irrigués par les faisceaux « marginaux » des carpelles (faisceaux latéraux ou placentaires).

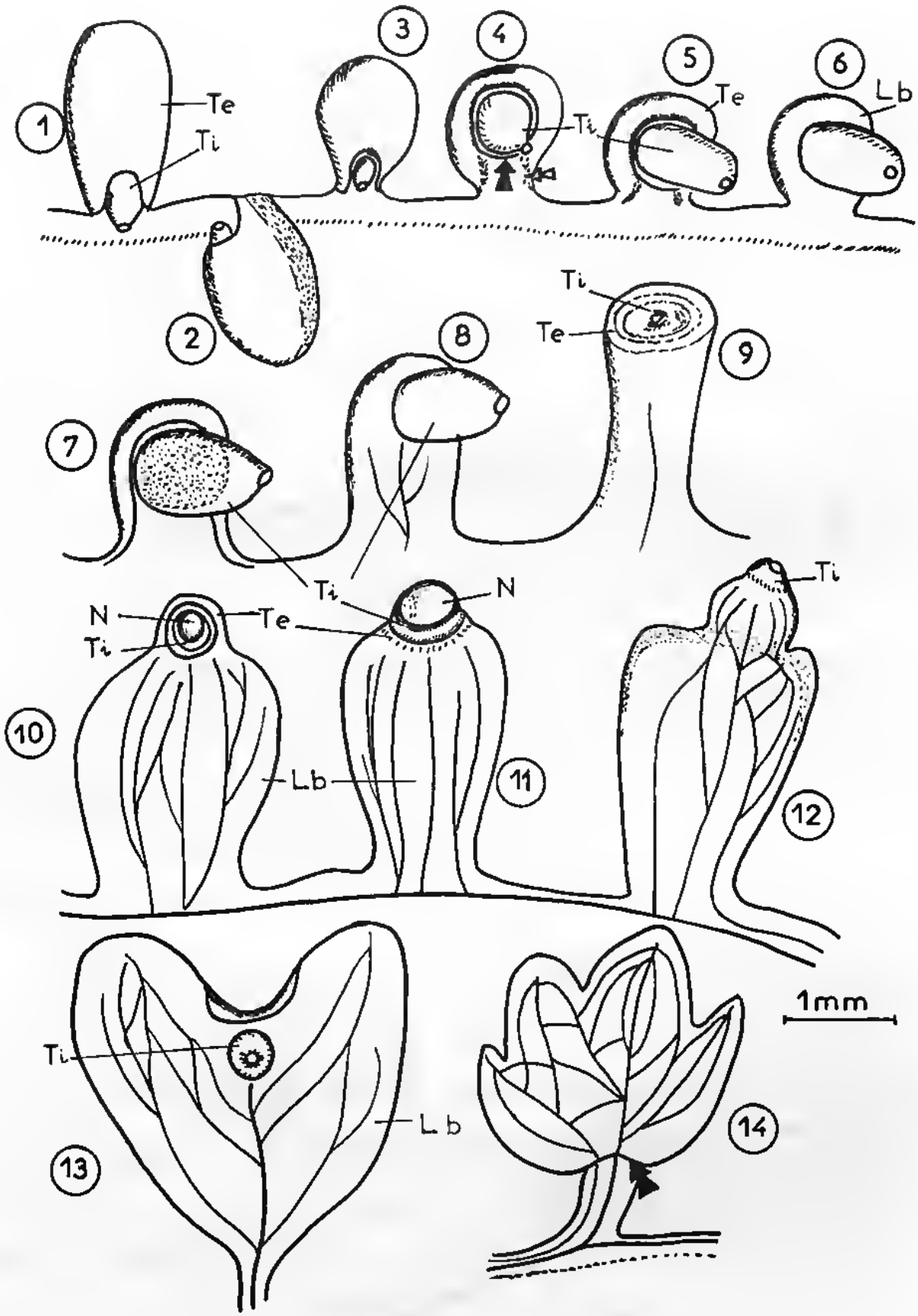
Les hypothèses phylogéniques sont malheureusement encore très arbitraires, du fait de l'ignorance où nous sommes des ancêtres vrais (voir Guédès, 1966 a). C'est donc à la morphologie des plantes actuelles qu'il faut s'adresser pour étudier cette question. Le fait que la structure normale ne fournit pas de documents bien clairs est mis en évidence par la récente conception de Eames (1961, p. 284) qui voit dans les ovules bitegminés de simples émergences de la paroi carpellaire. C'est à nouveau à la tératologie qu'il faut surtout s'adresser. Roth (1956) comme bien avant elle Warming (1878) ont reconnu l'insuffisance de la méthode histogénique. On sait toutefois que les téguments ovulaires ont une origine principalement épidermique (purement épidermique dans le cas des téguments internes et des téguments uniques d'ovules unitegminés) et que le tégument interne (secondine de Mirbel, 1833) naît avant le tégument externe (primine). D'autre part, l'histogénie permet de montrer que le nucelle n'est pas un axe qui porte les téguments, mais que ceux-ci se développent sur un « socle » (mamelon ovulaire) qui par ailleurs forme le nucelle par multiplication de cellules sous-épidermiques (Warming, 1878).

L'étude tératologique de ce problème fait l'objet d'un travail encore en cours (Guiet, 1972). Aussi ne mentionnerons-nous qu'assez sommairement nos propres observations effectuées tout à fait indépendamment (Dupuy et Guédès, 1963 ; Guédès, 1965 h, 1966 a, 1968 g ; Guédès et Dupuy, 1964, 1970). Bien que nous n'ayons qu'assez peu de faits nouveaux à apporter aux observations des auteurs cités, les interprétations de ceux-ci nous paraissent devoir être modifiées.

(1) Brongniart et Cramer admettaient aussi l'existence d'ovules *foliaires*, portés par l'axe floral, chez les Primulacées et familles voisines.

Fig. LV. — *Aquilegia vulgaris*. — Phyllodie de l'ovule. *1-3*. Ovules encore peu modifiés.
4. Réduction du tégument externe en couronne enveloppant la base de la scyphie interne. Les bords de ce bourrelet se poursuivent au niveau du funicule en deux fausses marges (flèche blanche), la marge vraie est circulaire (flèche noire).
5. Cas comparable au précédent, mais le tégument interne est hypertrophié.
6. Tégument externe réduit à une lame plate.
7. Tégument externe en bourrelet, mais ouvert en dessous du tégument interne.
8. Tégument externe plan plus développé qu'en *6*.
9. Ovule en forme de colonne ; funicule droit terminé par un bourrelet (tégument externe) entourant une scyphie (tégument interne) peu développée.
10. Formation d'une lame basale déplaçant l'ensemble des deux téguments.
11-12. Cas comparables, mais grande réduction des deux téguments, le tégument externe est totalement disparu en *12*.
13. Lame basale portant une scyphie tégumentaire interne sur sa face ventrale (voir texte).
14. Foliole ovulaire à zone transverse (flèche) à la limite du pétiolule (funicule) et du limbe.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

a. *Cas de l'Ancolie*

L'ovule d'Ancolie (fig. LV) normalement bitegminé, anatrope et à funicule très court, voit au cours de la virescence du carpelle son tégument externe perdre de l'importance et former une sorte de calotte du tégument interne (LV/3-4). Le tégument externe présente une marge vraie circulaire (flèche noire en 4) et sur le très court funicule, deux bourrelets qui sont de fausses marges (flèches blanches). La marge inférieure du tégument externe disparaît, de sorte que la marge supérieure se continue en apparence par les fausses marges du stade précédent (LV/7), puis le tégument externe perd sa forme de capuchon et n'est plus qu'une lame plate, la lame basale, *portant* le tégument interne scyphié (LV/6, 8). Ces modifications se sont faites sans foliarisation importante de l'ovule.

La transformation peut procéder autrement. Le funicule prend la forme d'une lame (foliole), tandis qu'à son sommet subsistent les deux téguments très réduits (LV/10-11) ou bien le tégument interne seulement (LV/12). La réduction du tégument interne laisse alors apparaître le nucelle. Dans ce cas, le tégument externe peut conserver sa forme en capuchon, et le tégument interne ainsi que le nucelle sont alors déportés sur la face *ventrale* de la lame basale (LV/10), ou bien le tégument externe peut être réduit à un bourrelet terminal, et le tégument interne et le nucelle le sont alors aussi (LV/11). L'ovule foliarisé est en somme orthotrope. Dans le cas figuré en LV/9, l'ovule est également orthotrope, mais le funicule n'est pas transformé en lame basale.

Si le développement de la lame basale est très grand, elle peut prendre une forme en cœur tout en possédant encore un tégument interne réduit, sur sa surface ventrale (LV/13). Enfin, des ovules peuvent être remplacés par de petites folioles à trois ou cinq dents, ou de simples dents de la marge carpellaire (fig. LI). Souvent les folioles ovulaires ont un pétiolule unifacial, comme le montre l'existence d'une zone transverse (fig. LV/14, flèche) à son sommet.

b. *Cas d'*Helloborus foetidus L.

Chez l'Hellébore (fig. LVI), l'ovule est anatrope, fondamentalement bitegminé, mais avec « union » des deux téguments sauf dans la région micropylaire. Les stades de la virescence observés sont peu nombreux. On trouve des ovules à tégument interne et nucelle bien reconnaissables, et insérés près du sommet d'une lame basale (LVI/4-5) sur sa face *dorsale* munie de poils glandulcux. Il semble que le tégument se « fonde » dans la lame basale, dont il ne forme plus qu'une dépression terminale (LVI/6, 8-9).

Enfin, certains ovules sont réduits à une scyphie simple épitrope, porteuse d'un nucelle (LVI/3, 10 en coupe), comme si la surface morphologiquement ventrale de la lame basale (LVI/6) s'était réduite à rien.

Fig. LVI. — *1-11. 1. Helleborus foetidus.* — Carpelle phyllodique ouvert, ovules représentés par des lobes marginaux.

2. Ovule anatrope subnormal.

3. Scyphie ovulaire simple épitrope (tégument interne).

4. Formation d'une lame basale « emportant » le tégument interne sur sa face dorsale.

5-6. Séparation imparfaite de la lame basale et de la scyphie tégumentaire interne.

7. Coupe transversale dans la région chalazienne d'un ovule subnormal mais à tégument vascularisé à cet endroit.

8. Coupe dans le tégument interne d'un ovule tel celui figuré en *6*.

9. Coupe d'une lame basale.

10. Insertion d'un ovule phyllodique. Coupe transversale. Noter l'inclinaison du faisceau latéral, indiquant l'involution de la paroi.

11. Insertion d'un ovule subnormal. Même orientation du faisceau latéral.

12-17. Schémas interprétatifs. *12.* Scyphie tégumentaire interne. La flèche, comme en *14*, indique la zone transverse où se rejoignent les marges de la lame carpellaire.

13. Grand développement de la région dorsale de cette scyphie.

14. Apparition d'une lame basale, par déplacement de la zone transverse inférieure de la scyphie tégumentaire interne.

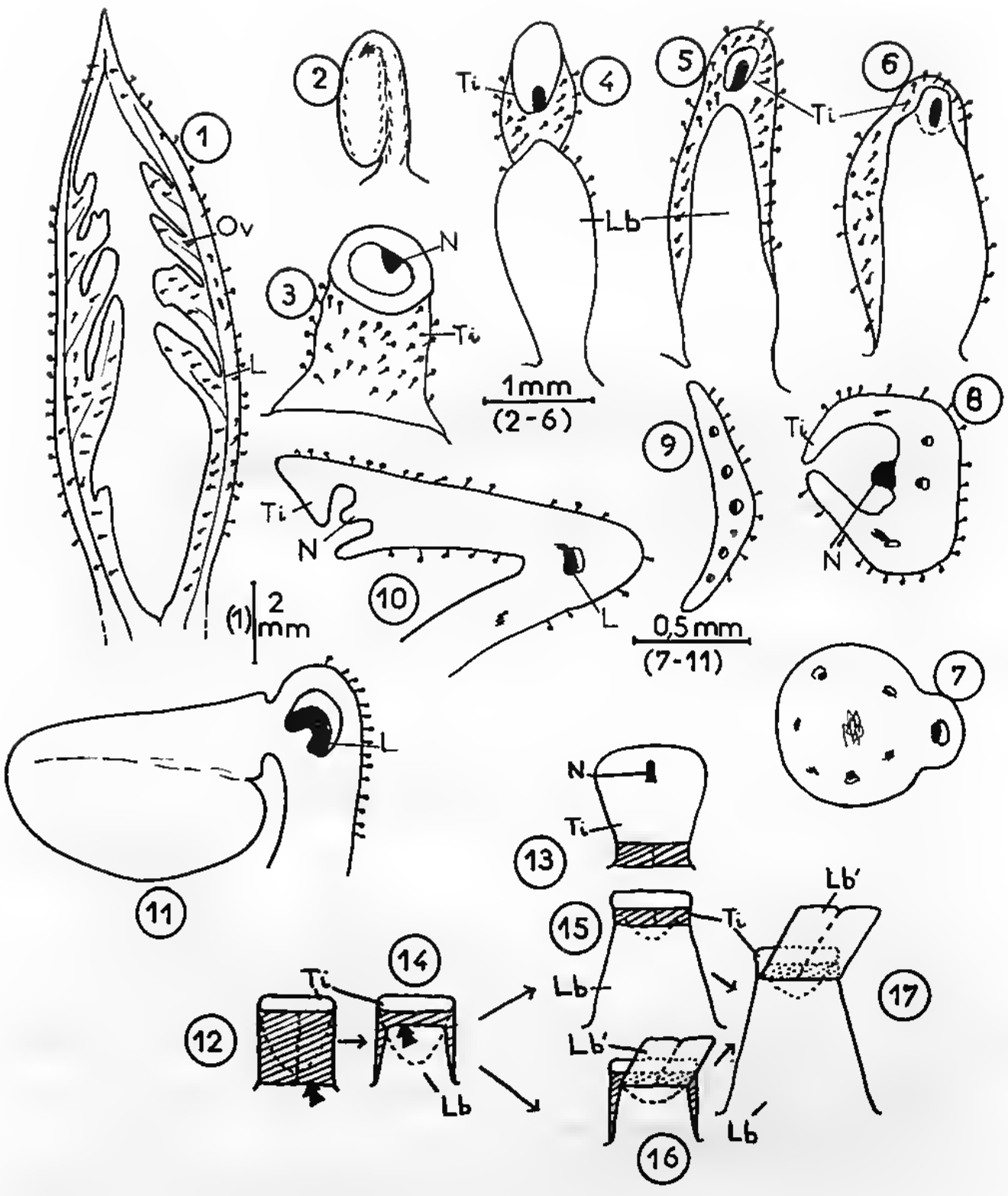
15. Grand développement de cette lame basale.

16. Prolifération de la zone transverse inférieure faisant apparaître le tégument interne comme une scyphie insérée sur la lame produite.

17. Développement simultané de cette prolifération et de la lame basale.

Pour l'interprétation du tégument externe, voir figure suivante.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

c. *Cas des Crucifères*

Chez les Crucifères, les intermédiaires observés sont plus gradués. A partir de l'ovule normal ana-amphitrope (Bocquet et Bersier, 1960), il se forme un ovule simplement anatrope par perte de la courbure nucellaire (LVII/1) puis l'ovule devient progressivement orthotrope par disparition du raphé (LVII/2-3). Pendant ce temps, le tégument externe tend à s'aplatir, du côté de l'ancien raphé en une lame basale (LVII/3-4, 7) irriguée par un faisceau dont le bois est tourné du côté externe. Cette lame basale prend de l'importance, et est irriguée par des rameaux de ce faisceau, tandis que le tégument externe se réduit à une collerette non vascularisée à la base du tégument interne, qui se développe souvent fortement (LVII/4-5). Le tégument externe étant disparu, le tégument interne maintenant vascularisé apparaît comme une scyphie épitrope insérée sur la face *dorsale* de la lame basale (LVII/6, LVIII/3). Dans quelques cas, chez *Brassica oleracea*, la lame basale présente à sa base une zone transverse située du côté opposé (ventral) à celui qui porte le tégument interne (LVIII/5, flèche).

Parfois, comme chez les deux Renonculacées, la lame basale est très développée et porte simplement une dépression terminale munie du nucelle et représentant le tégument interne (LVIII/1). Des stades intermédiaires entre cette morphologie et la précédente sont représentés en LVIII/4, 6-7, 11-14 ; la scyphie formant le tégument interne est de plus en plus proche du sommet de la lame basale.

Fréquemment, on voit la paroi ventrale du tégument interne terminal s'ouvrir longitudinalement de sorte que sa surface interne est continue avec la surface ventrale de la lame basale. L'ovule ne forme plus qu'une seule lame bifaciale portant encore un nucelle sur sa face ventrale (fig. LVIII/8-9). Un *Aquilegia* indéterminé a d'ailleurs fourni la même morphose à Čelakovský (1882). Enfin il arrive que cette lame montre une zone transverse du côté ventral (fig. LVIII/10), elle a alors un pétiolule unifacial. Comme dans les autres cas, l'ovule n'est finalement qu'une dent de la lame carpellaire. La rangée d'ovules donne une lame ovulaire.

d. *Cas de* Datura stramonium L.

L'ovule anatrope unitegminé de *Datura stramonium* devient lui aussi orthotrope, puis prend la forme d'une scyphie épitrope, ce que montre la vascularisation (fig. LIX/1-3), puis d'une lame palacée

---

Fig. LVII. — *1-8. Raphanus sativus.* — Ovules phyllodiques. *1-2.* Début de la phyllodie. Raccourcissement et disparition du raphé, apparition d'un faisceau à bois externe dans le tégument externe.

3-4. Élargissement du tégument externe en lame basale autour de ce faisceau.

5. Prise d'importance de la lame basale et du tégument interne.

6. Disparition du tégument externe. Développement du tégument interne en une scyphie portée par la face dorsale de la lame basale.

7. Coupe transversale de l'ovule figuré en *3*.

8. Coupe de l'ovule figuré en *5*.

9-20. Schémas interprétatifs. *9.* Scyphie épitrope simple (tégument interne).

10. Déplacement du tégument interne par la lame basale. Vue ventrale.

11. « Enfoncement » du tégument interne dans la lame basale. Voir texte et figures LVI/*6*, *14* et LVIII/*1*.

12. Coupe longitudinale dans un ovule à tégument interne développé en scyphie dorsale. Lignes épaisses : surfaces morphologiquement ventrales.

13. Réduction de la région ventrale du tégument interne (fig. LVIII/*6-7*). Si les deux zones transverses indiquées par les flèches ne sont plus actives, la lame basale devient continue et porte le nucelle sur sa face ventrale (fig. LVIII/*9-10*).

14. Tégument interne simple.

15. Formation du tégument externe par prolifération de la surface externe de la scyphie du tégument interne.

16. Reploiement du funicule.

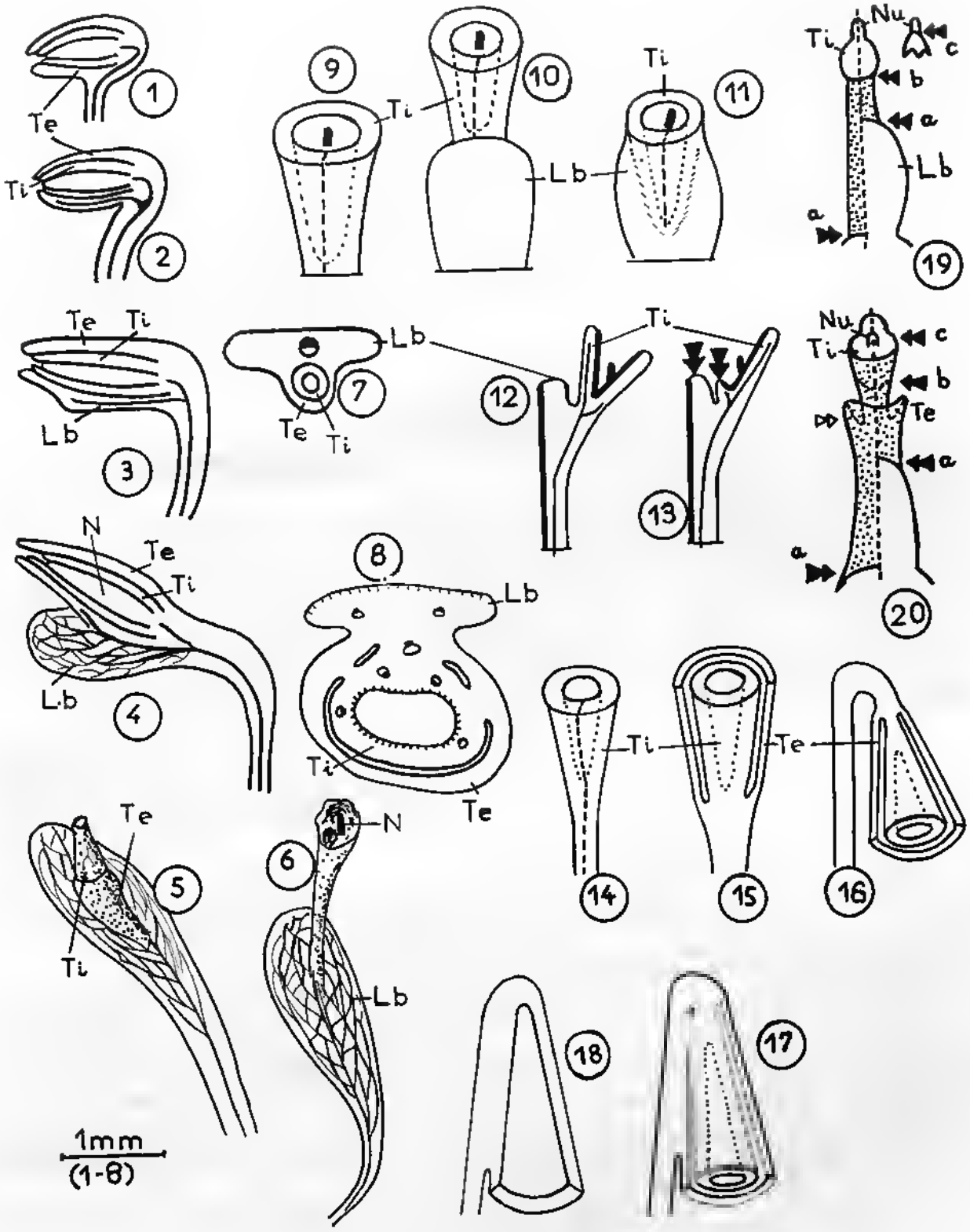
17. Union du funicule avec le tégument externe.

18. Ovule anatrope unitegminé. Union du tégument avec le funicule.

19. A gauche. Scyphie tégumentaire épitrope portée par un long funicule unifacial, nucelle terminal. Zones transverses (*a-b*) entre la surface interne du carpelle et du tégument et la surface externe (pointillée) du funicule. *A droite.* Déplacement vers le haut de cette zone transverse. Formation d'une lame basale bifaciale. En haut, à droite, région du nucelle vue de dos, zone transverse (*c*) formée par les marges de la scyphie tégumentaire.

20. Les zones transverses *b* et *c* ont proliféré, le nucelle n'est plus terminal. Lame basale supposée exister à droite. Tégument externe formé par prolifération de la surface externe du funicule (flèche blanche).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

simple. Il arrive que cet ovule se transforme en carpellule, portant à son tour de petits ovules sur ses marges (fig. LIX/4-8), il peut aussi se transformer en étamine elle-même éventuellement ovulifère (LIX/9-11). Nous avons même trouvé deux stamino-carpelles intra-ovariens formant des placentas bien développés et s'unissant l'un à l'autre en une sorte de gynécée ouvert dont chaque carpelle était un ovule (LIX/15-19). Ces faits sont bien compréhensibles si l'ovule est une foliole, il peut prendre la morphologie de feuilles staminales ou carpellaires ; c'est un cas d'homéosis. D'autres exemples de tels faits sont d'ailleurs connus (Savelli, 1921-1922 ; Haccius et Wilhelmi, 1966 ; etc.).

e. *Cas de* Merremia angustifolia Hall

L'ovule anatrope unitegminé de *Merremia angustifolia* se transforme (Guédès, 1968 g) en une foliole carpellaire qui peut prendre la forme de la feuille végétative (fig. XXIII/14) puis disparaît dans le carpelle tout à fait foliarisé. Les stades intermédiaires montrent que le funicule est unifacial, comme celui de l'Ancolie, et perd cette unifacialité pendant la virescence, tandis que le tégument perd sa cucullation (anatropie) pour prendre l'aspect d'une lame massive qui s'amincit et acquiert éventuellement à sa base les dents caractéristiques de la base du limbe foliaire. La vascularisation des ovules virescents montre que la cuculle tégumentaire a sa face ventrale vers l'intérieur.

f. *Interprétation générale*

Nous comprenons ces divers faits, très voisins dans des familles très distinctes, de la manière suivante.

Un ovule unitegminé, supposé orthotrope (1), est formé d'une scyphie foliaire épitrope (fig. LVII/14) présentant donc sa face adaxiale vers l'intérieur. Le funicule de cet ovule est évidemment unifacial. En devenant anatrope, la paroi de la scyphie est congénitalement unie au funicule en un raphé, et l'ovule (fig. LVII/18) n'est plus qu'une foliole cucullée à pétiolule (funicule) unifacial, ce qui se traduit par l'existence d'une zone transverse au sommet de celui-ci, et au niveau du micropyle. C'est le cas des ovules de *Datura* et *Merremia*.

Si l'ovule unitegminé forme une prolifération circulaire autour de la base de son tégument interne fondamental, on obtient un tégument externe (fig. LVII/15). Dans cette interprétation, le tégument

(1) *Typologiquement*, l'orthotropie est primitive. Pour beaucoup elle est *phylogéniquement* évoluée (Takhtadžjan, 1959 ; Eames, 1961). Il est probable que dans les familles où elle se rencontre actuellement, elle n'est effectivement pas primitive (Polygonacées, Juglandacées), mais on peut se demander si les ancêtres des Angiospermes n'avaient pas des ovules orthotropes.

Fig. LVIII. — *1-5. Brassica oleracea.* — *1.* Ovule phyllodique à lame basale bien développée et tégument interne réduit.

2. Ovule peu modifié, orthotrope (comparer à celui de la figure LVII/*3*).

3. Ovule phyllodique formé d'une lame basale portant une scyphie tégumentaire sur sa face dorsale.

4. Id., mais la scyphie tégumentaire interne n'est pas séparée de la lame basale par un pétiolule.

5. Ovule du type de celui figuré en *3*, mais vu *ventralement* et montrant l'existence d'une zone transverse (flèche) située à la base de la lame basale.

6. Ovule phyllodique vu ventralement, montrant la réduction de la paroi de la scyphie tégumentaire interne du côté de la lame basale.

7. Ovule à un stade comparable, vu latéralement, la paroi du tégument interne du côté de la lame basale est toutefois plus développée qu'en *6*.

8-9. « Ouverture » de la scyphie tégumentaire interne en haut de la lame basale, du côté interne, par réalisation de moins en moins parfaite des deux zones transverses (flèches) limitant la scyphie et la lame basale (voir figure LVII/*12-13*). L'ovule est alors formé d'une lame simple.

10. Ovule formé d'une lame portant le nucelle sur une face adaxiale, à pétiolule unifacial. La lame correspond probablement au seul tégument interne (comparer à l'ovule d'Ancolie de la figure LV/*14*).

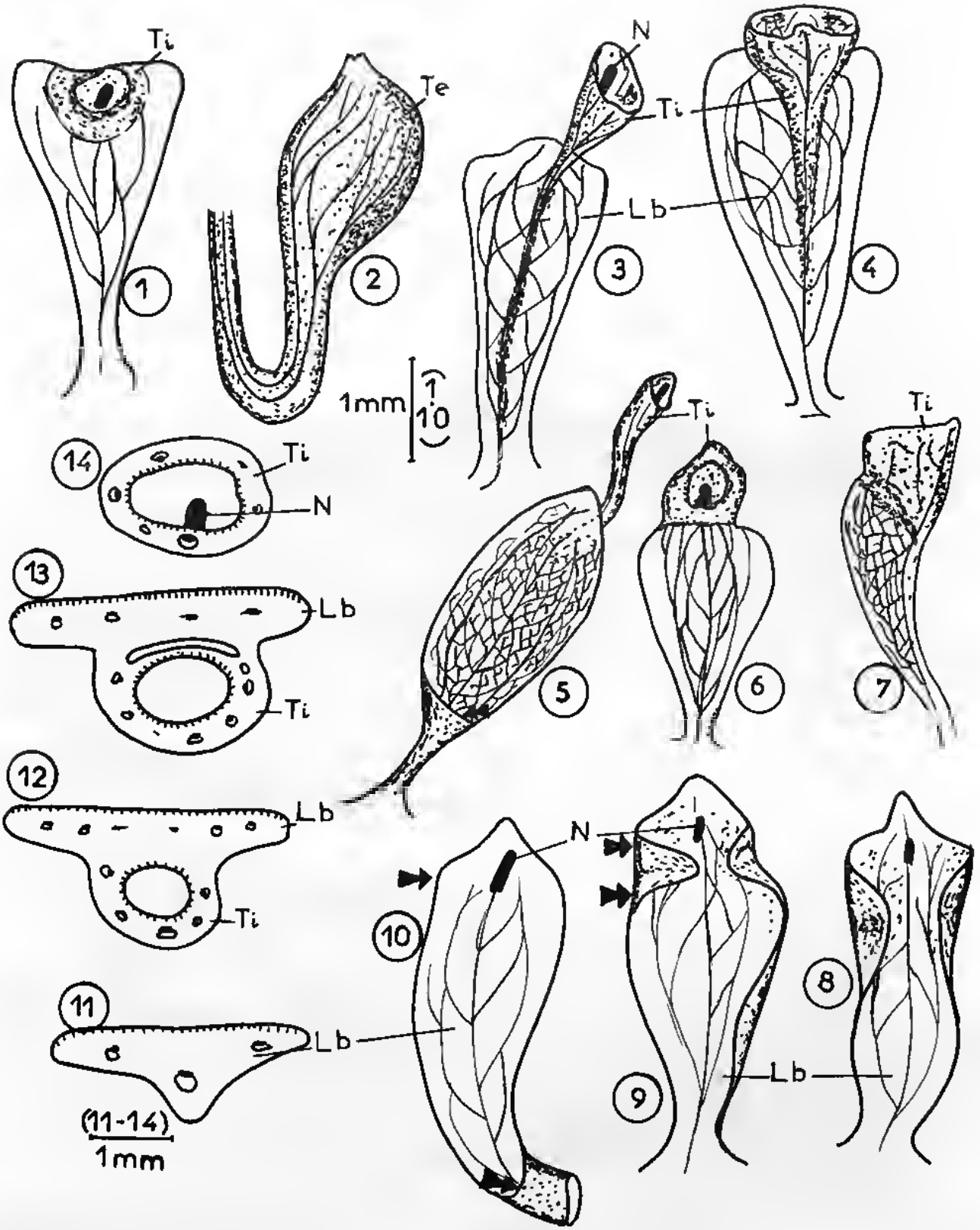
11-14. Coupes transversales dans un ovule phyllodique du type de la figure *4*. *11.* Lame basale.

12. Base du tégument interne.

13. Région supérieure de celui-ci, encore unie à la lame basale.

14. Région terminale libre portant le nucelle.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

externe est une prolifération secondaire, se formant après le tégument principal, de la face externe, donc dorsale (abaxiale) de celui-ci. C'est une sorte de ligule dorsale produite par une structure unifaciale.

Si cet ovule devient anatrope, il se produit entre le funicule unifacial et le tégument externe ce qui se produisait entre le premier et le tégument unique dans le cas des ovules unitegminés (fig. LVII/16-17).

Le tégument externe présente la particularité d'être limité tant à l'intérieur qu'à l'extérieur par la face morphologiquement dorsale de la foliole ovulaire. Čelakovský (1884 a) était arrivé à cette conclusion mais pour certains cas *tératologiques* seulement.

Les faisceaux qui se trouvent parfois dans le tégument externe sont orientés normalement. Très rarement (Euphorbiacées), on trouve aussi des faisceaux dans le tégument interne (Kühn, 1928), et comme on pouvait s'y attendre, ils sont aussi normalement orientés. Le premier fait quant à lui empêche d'admettre que le tégument externe corresponde simplement à l'union des bords de la lame basale pour envelopper le tégument interne (Čelakovský, 1879, 1884 a) car alors ce tégument externe serait une scyphie hypotrope et devrait avoir des faisceaux inversés. Au contraire, l'interprétation « ligulaire » est parfaitement conciliable avec la présence de faisceaux normalement orientés.

Cette façon de voir permet aussi de rendre compte des modifications purement tératologiques décrites.

Si le tégument externe ne se développe pas, on obtiendra une simple scyphie épitrope (fig. LVI/12) qui peut être foliarisée comme telle (LVI/3 par exemple). Du côté carpellaire, il est clair qu'il doit exister une zone transverse (LVI/12) permettant l'unifacialité du funicule. Si celle-ci se déforme, et que les marges ne confluent pas brusquement, mais progressivement (LVI/14), il se forme une zone où la face carpellaire ventrale est apparente et dans laquelle le tégument interne semble enchâssé, c'est la lame basale, qui peut se développer beaucoup en surélevant le tégument interne (LVI/15, voir aussi LV/12 ou LVIII/1).

Au contraire, si la zone transverse inférieure reste normale, mais que le funicule ne soit unifacial que sur une brève portion basale, ou que la paroi du tégument interne prenne un grand développement du seul côté opposé à la zone transverse, on obtient une lame munie seulement d'un pétiolule unifacial et éventuellement d'un nucelle (LVI/13 ; voir aussi LVIII/10). Si la foliarisation intervient très tôt, on peut obtenir une petite foliole typique (LV/14). A la limite, l'unifacialité est totalement perdue, et l'on n'a plus qu'une dent carpellaire.

Si maintenant la zone transverse déplacée au sommet de la lame basale comme en LVI/14 prolifère, comme celle de la stipule médiane d'une feuille, une lame prolongeant la lame basale se forme (*Lb'*, fig. LVI/16-17) et le tégument interne n'est plus terminal, mais situé vers le milieu de la lame basale, qui évidemment n'a pas la même valeur au-dessus et au-dessous de son insertion.

Le passage de la scyphie tégumentaire à une position de plus en plus terminale (fig. LVIII/3-4 ; 6-7) correspond à une activité de moins en moins importante de la zone transverse en question.

Fig. LIX. — *Datura stramonium*. — *1*. Ovule normal.

2-14. Ovules tératologiques formés dans des ovaires virescents. *2*. Ovule orthotrope.

3. Ovule scyphié.

4. Ovule terminé par une ébauche de style, et à marge portant deux ébauches ovulaires. La région antérieure de la scyphie est très peu développée.

5. Forme scyphiée encore moins prononcée. Ovule marginal très rudimentaire à droite.

6. Ovule terminé par un style bien formé et portant deux ovules sur une marge.

7-8. Autres ovules ovulifères.

9. Étamine formée sur le placenta, parmi les ovules.

10. Stamino-carpelle formé au même endroit.

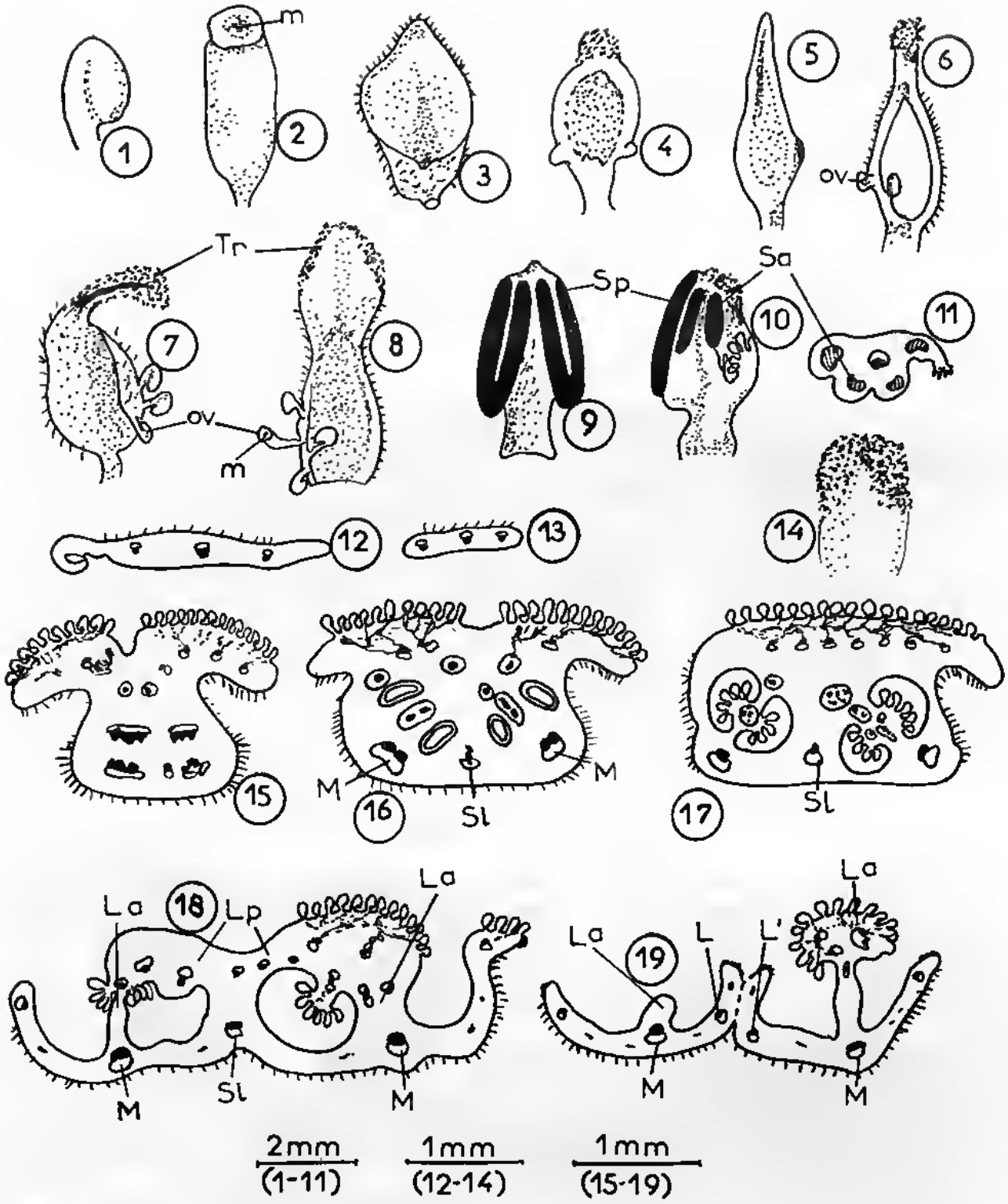
11. Coupe transversale dans celui-ci, lame postérieure ovulifère d'un côté.

12-13. Coupes transversales dans un ovule ovulifère, niveau ovulifère.

14. Stigmate d'un ovule ovulifère.

15-19. Coupes transversales de bas en haut dans un couple de stamino-carpelles intra-ovariens, unis l'un à l'autre et dont les deux lames antérieures et postérieures portent des placentas. Il n'y a pas de pollen mais la morphologie diplophylle des deux phyllomes permet d'y voir des stamino-carpelles. Les deux faisceaux latéraux adjacents sont unis en un faisceau synlatéral inférieurement, et se séparent supérieurement.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Enfin la formation imparfaite (fig. LVII/12-13) puis la non-formation de la zone hachurée en LVI/15 correspond parfaitement à l'ouverture du tégument interne du côté ventral de la lame basale (fig. LVIII/8-9), avec formation d'une lame continue portant encore le nucelle.

La particularité pour le tégument interne scyphié de se trouver enchâssé dans la lame basale (LVI/14, LVII/11) est à rapprocher de l'état des utricules dans les feuilles primordiales de *Nepenthes* (voir Troll, 1939, p. 1894) qui sont tout à fait comparables, quoiqu'il s'agisse de feuille et non de folioles. Nous renvoyons à ce sujet à l'exposé de Troll, qui admet à juste titre qu'une prolifération simultanée des deux zones transverses limitant au-dessus le pétiole ailé (ici la lame basale) et au-dessous la scyphie limbaire (ici le tégument interne) rend compte de ce fait.

Le nucelle est le plus souvent inséré sur la surface du tégument interne dans les ovules virescents. Mais il est ontogéniquement terminal sur le mamelon ovulaire (Warming, 1878). Après Penzig (1882) et Čelakovský (1884 a), nous avons trouvé d'ailleurs des cas où le nucelle était terminal dans un ovule foliarisé (Guédès et Dupuy, 1970) et comme Čelakovský (1884 a), nous avons considéré finalement que la position terminale du nucelle est la position typique.

On peut alors penser, semble-t-il, que le nucelle représente la pointe unifaciale de la foliole ovulaire, déplacée apparemment du côté ventral par formation d'une zone transverse *dorsale*, qui produit une sorte de stipule médiane, comme cela peut se trouver dans la feuille végétative de *Codiaeum variegatum* Blume (Baum, 1952 d). Dans ces conditions, la région terminale de la lame ovulaire, au-dessus de l'insertion du nucelle (fig. LVIII/10, flèche) correspond à une stipule médiane, donc à l'union de deux lobes latéraux de la lame ovulaire, ce qui revient à l'interprétation définitive de Čelakovský (1884 a). Nous avons trouvé dans quelques cas, chez *Brassica oleracea*, de petites scyphies semblant correspondre au nucelle. Si leur existence se confirme, leur formation sera facile à comprendre puisque le nucelle est unifacial ; elles devront d'ailleurs être hypotropes.

Une feuille de *Codiaeum* telle celle de la figure 4 *a* de Baum (1952 d) est remarquablement semblable à un ovule virescent : une lame basale inférieure est limitée supérieurement par une zone transverse ventrale et se poursuit par une portion unifaciale qui porte une scyphie épitrope (tégument interne). Le sommet morphologique de cette scyphie qui est celui de la feuille, est « déplacé » du côté ventral, interne par rapport à la scyphie, par la formation et la prolifération d'une zone transverse dorsale.

On aboutit ainsi à l'interprétation de l'ovule que nous résumons par les schémas des figures LVII/19-20, et que nous avons maintenant confirmée par l'étude des phyllodies de l'ovule unitegminé de *Coriaria ruscifolia* L. (Guédès et Dupuy, 1970).

7. Les placentas massifs

Mis à part celui du *Datura*, les cas étudiés dans le paragraphe précédent concernent des carpelles ne portant qu'une seule rangée d'ovules par marge. Dans le cas où chaque marge porte un placenta

---

Fig. LX. — *1-5. Nicandra physaloides.* — Apparition d'un placenta formé par les marges d'un carpelle à la base d'un gynécée légèrement virescent. Coupes transversales de bas en haut. *1.* Une des marges forme un demi-placenta encore stérile.

2. Un peu au-dessus, celui-ci commence à se garnir d'ovules.

3. L'autre marge a formé également un demi-placenta.

4. Les deux demi-placentas ont conflué mais la région médiane est encore dépourvue d'ovules.

5. Confluence totale en un placenta bivalent garni d'ovules sur toute sa surface.

En *1-2*, le demi-placenta apparaît comme une prolifération de l'épaisseur du carpelle.

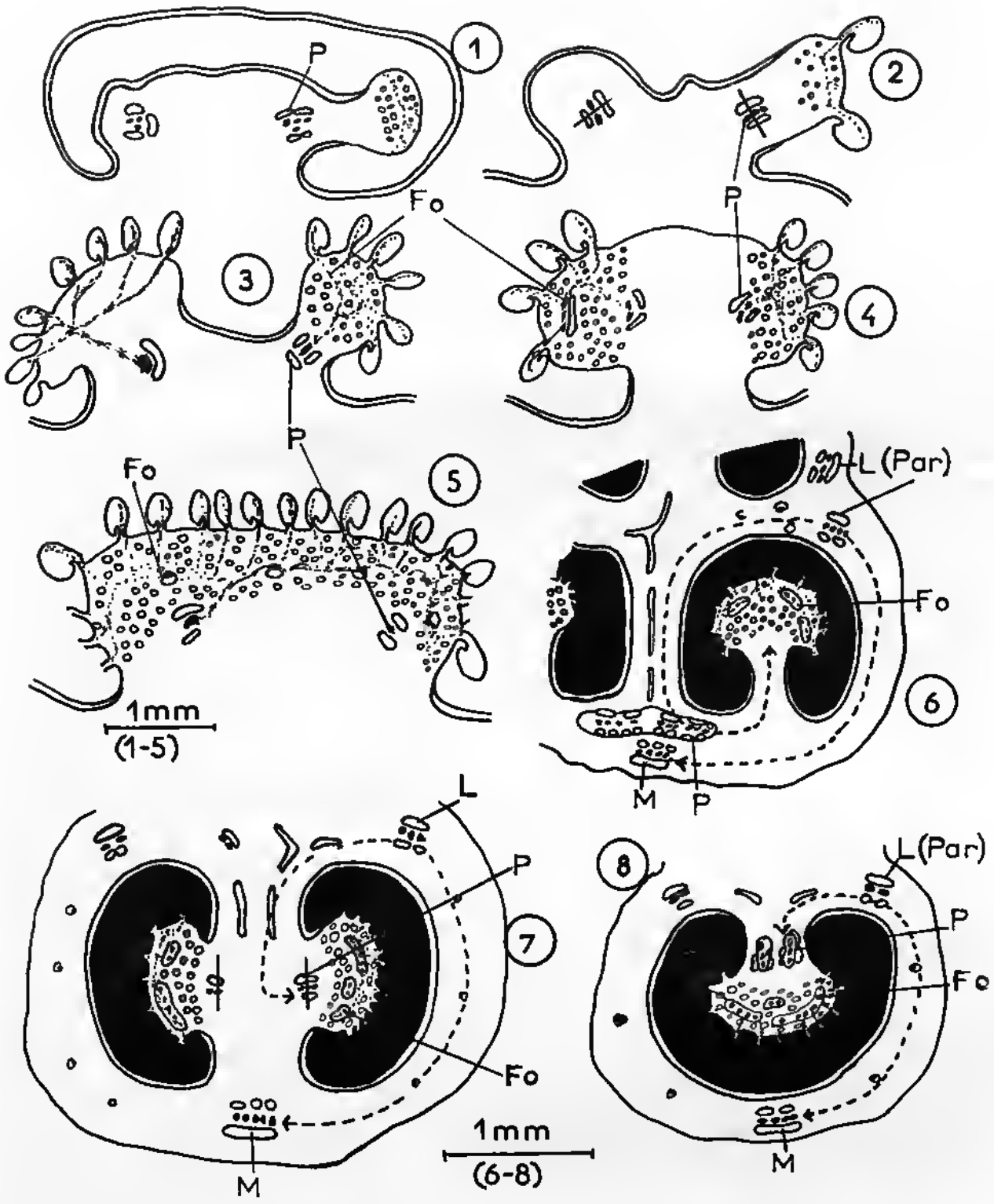
6-8. Datura stramonium. — Coupe d'une partie de l'ovaire d'un gynécée virescent. *6.* Région inférieure, demi-placentas unis à la région para-médiane interne de la paroi carpellaire.

7. Région moyenne. Coupe d'un carpelle, demi-placentas séparés par la fausse cloison.

8. Région supérieure, demi-placentas unis en un placenta formé par les deux marges du carpelle. Les lignes pointillées indiquent le parcours de la moitié de la paroi carpellaire pour chaque niveau. Les demi-placentas apparaissent là aussi comme des proliférations de l'épaisseur de la paroi carpellaire.

Dans les figures *2* et *7*, les plans de symétrie des faisceaux placentaires sont indiqués par un trait, l'épaisseur du carpelle, formant le placenta, leur est parallèle.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

massif muni de nombreux ovules, on doit se demander quelle valeur ont les ovules. Peut-on encore parler de folioles ?

Nous avons admis (Guédès, 1964 a) que les deux placentas portés sur les marges carpellaires de *Datura stramonium* L. et *Nicandra physaloides* Gaertn. sont des sortes de cals formés par l'épaisseur de la paroi carpellaire (fig. LX/1-8). Leur orientation par rapport aux faisceaux placentaires paraît appuyer cette interprétation. Toutefois, il semble bien que les placentas de *Begonia* soient situés sur la face ventrale, d'après l'étude des tépales carpellisés (Lecocq, 1966 ; nous pouvons confirmer ces observations).

Les études de carpelles phyllodiques sont malheureusement très peu nombreuses dans ces cas. Penzig (1882) a examiné des virescences de fleurs de *Scrophularis vernalis* L. qui lui ont montré que les placentas sont portés par les marges carpellaires, mais il n'a pas précisé vraiment leur situation. C'est l'étude de telles virescences qui permettra de résoudre cette question.

En se limitant au cas des carpelles à marges munies d'une seule rangée d'ovules, on peut donc conclure que ces ovules sont des portions distales de la paroi carpellaire elle-même, c'est-à-dire des « folioles » carpellaires. Celles-ci sont peltées, très souvent cucullées, et elles forment fréquemment une « ligule » dorsale qui est le tégument externe. L'ovule anatrope bitegminé représente probablement la modalité la plus complexe de la morphologie peltée. C'est pourtant une des plus communes, avec la morphologie diplophylle de l'anthère et la peltation du carpelle.

Quant au placenta, il n'a pas de véritable individualité morphologique. Il semble bien distinct du reste du carpelle uniquement parce que très généralement des carènes sans grand intérêt morphologique se forment à son niveau sur la face externe de la lame carpellaire. Ces carènes peuvent simuler des parois carpellaires vraies dans les carpelles dits condupliqués.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Chapitre 1

LA CONSTITUTION DU VÉGÉTAL ET LES THÉORIES PHYTONAIRES

Comme nous l'indiquons dans un travail historique (Guédès, 1972 d), la conception gœthéenne de la plante a été adoptée par de Candolle et Braun qui lui ont adjoint une opposition tranchée entre l'axe et les appendices (phyllomes) formés par celui-ci. C'est cette forme de la théorie qui est actuellement adoptée par l'École de Troll.

Mais nous montrons aussi que dès 1832, Meyer envisage la tige comme une répétition d'entre-nœuds, de la même façon que les feuilles se répètent métamériquement le long de celle-ci. La tige est une succession d'articles (*Pflanzenglieder*) se terminant par une ou plusieurs feuilles. Meyer qui n'est évidemment pas évolutionniste n'envisage pas d'explication phylogénique. Les articles apparaissent dans le végétal actuel, mais il n'est pas question d'admettre qu'ils aient jamais existé à l'état isolé.

Sans vouloir faire l'historique du phytonisme (voir Čelakovský, 1901 ; Schoute, 1932), on rappellera que Gaudichaud (1841), auquel on en attribue souvent la paternité, a lui aussi adopté incidemment une telle interprétation. Il s'agissait pour lui d'expliquer l'accroissement en épaisseur des plantes, et sa conception phytonaire est en relation avec l'interprétation de Du Petit Thouars qui pensait que cet accroissement était produit par l'extension vers le bas des racines des bourgeons axillaires développés dans la partie supérieure de la plante. Pour Gaudichaud, chaque feuille appartient à un phyton (« végétal originel unique », expression qui ne doit probablement pas être prise dans un sens phylogénique), dont elle est le « mérithalle supérieur », et qui possède aussi une partie caulinaire (mérithalle inférieur, le pétiole étant le mérithalle moyen) et une partie radiculaire responsable de l'accroissement en épaisseur. En effet, les parties radiculaires de chaque phyton recouvrent les parties caulinaires des phytons plus jeunes, de sorte que le végétal est de plus en plus épais vers le bas. Gaudichaud n'envisageait pas toutefois une croissance intrusive de racines dans la tige. Ses conceptions étaient fondées sur de véritables observations anatomiques, et il précisait qu'en fait les « vaisseaux tubuleux... s'organisent de haut en bas, cellule par cellule, à l'instar du tissu ligneux des racines, et en obéissant à une force qui émane, non des bourgeons, que bien à tort on a individualisés, mais des feuilles qui les composent... » (1841, p. 15, note 2). Les bourgeons axillaires collaborent en effet à l'accroissement de la tige qui les porte, car les prolongements radiculaires de leurs phytons passent dans cette tige-mère et s'ajoutent aux prolongements des phytons qui forment celle-ci.

Un nœud comportant plusieurs feuilles, en particulier le nœud cotylédonaire des Dicotylédones, correspond à l'union de deux phytons, ce qui est différent de la conception de Meyer pour qui ce sont alors les feuilles qui sont des feuilles partielles, et cette opposition se retrouvera dans les théories postérieures.

Le phytonisme de Gaudichaud a donc été élaboré dans une perspective spéciale, celle de l'interprétation de l'accroissement en épaisseur. L'auteur a toutefois souligné qu'il adoptait la conception gemmaire de la fleur (p. 9) et indiqué brièvement qu'il considérait l'ovaire et le filet staminal comme

Source : MNHN, Paris

des mérithalles moyens (pétioles), le style ou stigmate et l'anthère comme des mérithalles supérieurs (limbes), et l'ovule comme un bourgeon (p. 10).

Si Gaudichaud s'est mépris comme ses contemporains en ce qui concerne l'accroissement en épaisseur, du moins ses vues étaient fondées en partie sur l'observation anatomique de Monocotylédones à tiges normales ou bulbeuses et de plantules (de Radis), c'est-à-dire de végétaux dépourvus de formations secondaires. Il a ensuite « projeté » les idées acquises là dans le cas des plantes à formations secondaires. Il avait bien vu que les faisceaux des cotylédons et des feuilles végétatives se prolongent dans la tige et se continuent au-dessous de l'insertion de la feuille sous-jacente, et même jusque dans la racine d'après lui (1). Comme il admettait la distinction de Turpin entre organe appendiculaire et axifère, il pouvait indiquer incidemment (p. 44, note 1) « tout est appendiculaire dans les végétaux vasculaires. Il n'y a d'axifère que la moelle ».

Nous indiquons d'ailleurs dans un autre travail (Guédès, 1972 d) que Wolff (1759) étudiant l'apparition des traces foliaires dans l'apex végétatif était aussi conduit à ne voir en elles que les prolongements des « fibres » des pétioles. Cela ne l'empêchait pas de décrire la formation des feuilles comme une excroissance médullaire de la pousse (voir aussi Wolff, 1764, paragr. 55).

Les anatomistes modernes ont été aussi conduits à voir dans le système vasculaire de la plante la répétition de celui des feuilles qu'elle porte.

Chauveaud (1921) étudiant le développement de *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. et de *Polypodium vulgare* L. déduit que la plante se compose de « phyllorhizes » nées les unes des autres. Les premières formées comprennent chacune une phylle, une caule et une rhize (correspondant quelque peu aux trois « mérithalles » de Gaudichaud), et la rhize forme une racine libre au niveau de ces premières feuilles.

Par la suite, les caules des phyllorhizes se fusionnent parce qu'elles se forment de plus en plus près les unes des autres dans le temps et dans l'espace. Enfin, leur rhize ne se forme plus. L'*Alisma plantago* L. permet à Chauveaud d'étendre son interprétation aux Monocotylédones. Il appelle rhize des premières phyllorhizes ce qu'on considère d'ordinaire comme des racines portées par les nœuds (Weber, 1936). Enfin un *Iberis* lui montre que chez les Dicotylédones, les deux premières phyllorhizes apparaissent « au même moment et au même niveau », les caules et les rhizes sont fusionnées. Dès les deux phyllorhizes suivantes, les rhizes ne se voient plus extérieurement.

Anatomiquement, Chauveaud montre que chaque phyllorhize est en rapport avec sa voisine grâce à un faisceau intercaulaire, qui se continue parallèlement au faisceau des caules des phyllorhizes successives. Chez l'*Iberis* toutefois, on voit très nettement que l'appareil vasculaire de la tige et de la racine s'enrichit d'une paire de faisceaux à la naissance de chaque paire de feuilles. Les faisceaux caulaires de ces dernières se prolongent alors au niveau des caules unies des feuilles inférieures par des faisceaux intercaulaires qui se continuent eux-mêmes vers le bas en faisceaux radiculaires correspondant à ces jeunes phyllorhizes. La racine dans ce cas correspond à un grand nombre de rhizes des différentes phyllorhizes. Malgré quelques particularités, les Conifères sont organisés de la même façon, mais leur plantule possède plus de deux phyllorhizes.

Il est à remarquer que les faisceaux intercaulaires sont d'après Chauveaud constitués d'éléments appartenant « à l'une ou à l'autre des caules successives », chez les Ptéridophytes et les Monocotylédones, de sorte qu'on peut y voir, pensons-nous, des éléments proprement caulinaires. Chez les Dicotylédones au contraire, les faisceaux intercaulaires relient simplement le faisceau caulaire de chaque phyllorhize, présent dans l'entre-nœud sous-jacent à sa phylle, au faisceau radiculaire de cette phyllorhize, à travers le ou les entre-nœuds qui séparent la radicule, contenant toutes les rhizes, de l'entre-nœud portant la phylle. Le faisceau intercaulaire est alors une partie du système vasculaire de *la seule* phyllorhize correspondante.

Chauveaud pouvait évidemment éviter facilement à son époque les erreurs de Gaudichaud

(1) Gaudichaud a aussi donné (pl. IV, fig. 13-15) des illustrations des premiers stades du développement du sporophyte de *Ceratopteris cornuta* (*thalictroides*), montrant la formation d'une racine en rapport avec chaque feuille. Ce fait qui sera repris bien plus tard par Chauveaud comme argument pour sa conception phyllorhizaire n'est pas étudié dans le texte de Gaudichaud.

Source : MNHN, Paris

concernant l'accroissement secondaire, mais sa démonstration est en somme du même type que celle de ce dernier, surtout si l'on ne considère que les vues de Gaudichaud sur les Monocotylédones.

Pour Chauveaud finalement « les végétaux à racines sont formés de plantules élémentaires ou phyllorhizes et leur constitution présente l'unité de plan morphologique ainsi que l'unité de plan structural ».

L'étude de la formation des feuilles au niveau de l'apex avait conduit Priestley et ses élèves (Griffiths et Malins, 1929-1934 ; Priestley et Scott, 1932) à admettre que chaque feuille est en rapport avec une « unité de croissance » de la pousse, qui se développe concurremment avec l'initiation du primordium foliaire. Dans une tige à feuilles opposées-décussées, il se développe ainsi deux unités de croissance presque simultanément, et avant que la croissance de celles-ci soit terminée, la paire suivante est initiée et se développe concurremment avec la précédente. Si bien que d'après Griffiths et Mallins, chaque entre-nœud d'une tige à feuilles opposées-décussées correspond à quatre unités de croissance : la paire externe correspondant aux feuilles du nœud supérieur, et la paire interne aux « queues » des unités qui passées à l'extérieur, se terminent par deux feuilles au nœud suivant.

Dans une tige à phyllotaxie quinconciale par exemple, cinq unités de croissance poussent simultanément, l'une prenant le relais de celle initiée cinq plastochrones auparavant, et chaque entre-nœud est constitué de cinq unités.

Les auteurs admettaient d'abord que ces unités sont fixées sur un « composant axial », qui n'était autre que le cylindre central. Ils étaient en effet gênés par l'existence des formations secondaires pour suivre l'éventuel prolongement de ces unités dans la stèle (Priestley, Scott et Gillett, 1935). Mais dans une Monocotylédone, l'*Alstroemeria*, ils ont pu (*loc. cit.*) montrer que chaque trace foliaire médiane, après avoir parcouru l'écorce le long de huit entre-nœuds, se prolonge encore sur huit entre-nœuds, dans la stèle, avant de s'unir à la trace médiane d'une feuille située seize entre-nœuds plus bas. Les traces latérales s'unissent les unes aux autres et aux traces médianes, mais la trace médiane d'une feuille reçoit le produit de l'union des traces latérales de deux feuilles adjacentes différentes.

Grâce à ces observations, les auteurs pouvaient étendre la notion d'unité de croissance à la pousse tout entière. Il ne reste plus alors de « composant axial ».

Duchaigne (1949) a souligné aussi que les faisceaux médians des feuilles distiques de *Vicia sepium* L. constituent toute la stèle de la plante (les faisceaux foliaires latéraux forment deux cordons corticaux). Le faisceau médian d'une feuille de *Vicia* parcourt deux entre-nœuds sous forme de faisceau séparé du reste de la stèle, puis s'incorpore à celle-ci après s'être divisé en deux. Il est décelable ensuite le long de deux entre-nœuds dans cette stèle, puis disparaît ; sa place est alors prise par le médian de la feuille sous-jacente à celle dont nous sommes partis, sur la même orthostique.

Les différents types de vascularisation primaire de la pousse (de Bary, 1877 ; Philipson, 1963) mettent d'ailleurs en évidence les rapports de tous les faisceaux de la tige avec les feuilles.

Cependant, nous avons dit que les faisceaux intercaulaires de Chauveaud peuvent être considérés, chez les Fougères et Monocotylédones, comme un système vasculaire propre à la tige, et indépendant des systèmes vasculaires des phyllorhizes. Récemment, Laroche, Faille et Fourcroy (1966) et Faille (1967) ont montré pareillement qu'il existe dans le jeune sporophyte d'*Asplenium ruta-muraria* L. des unités phyllorhizaires, avec portions rhizaires, caulaires et foliaires, mais ces unités sans continuité entre elles, sont reliées par un cordon axial (ensemble des faisceaux intercaulaires de Chauveaud) qui est parallèle à l'élément caulaire de l'une d'elle, s'en écarte à sa partie supérieure (quand cet élément passe dans la phylle) pour devenir parallèle à l'élément caulaire de la phyllorhize sus-jacente, etc. Il y a donc au début « deux appareils conducteurs ontogéniquement indépendants ». Le composant axial ne se différencierait plus dans la plante plus âgée. Ceci doit montrer qu'il faut être prudent avant de déduire avec Chauveaud, qui n'est pas cité par les auteurs, que le sporophyte est formé *uniquement* de phyllorhizes.

Parmi les Phanérogames, on a admis la présence de faisceaux proprement caulinaires, sans relation avec les feuilles, chez les Commélinacées (de Bary, 1877, p. 279-280 ; autres auteurs cités par Rohweder, 1963). Bien que Gravis (1898) les ait considérés comme des traces foliaires, Rohweder (1963) incline à les interpréter comme des faisceaux caulinaires propres. Ils rappellent les faisceaux du cercle externe de la tige des Pipéracées, mais ceux-ci sont en fait les traces foliaires latérales des

Source : MNHN, Paris

feuilles et s'unissent inférieurement avec les faisceaux du cercle interne, qui sont les traces médianes (Balfour, 1957, 1958).

Il semble donc exister quelques cas au moins de faisceaux caulinaires propres, même chez les Ptéridophytes. Par ailleurs, les observations ontogéniques ont conduit à modifier la conception de Priestley et ses élèves quant à la métamérie de la pousse.

On sait (Louis, 1935) que le fonctionnement plastochronique d'un apex se manifeste par un balancement entre une phase d'extension maximum de celui-ci, conduisant à la mise en place d'un soubassement foliaire correspondant à une unité de croissance de Priestley et une phase d'extension minimum pendant laquelle le soubassement foliaire forme le primordium, qui ne fait plus alors partie de l'apex. Ce dernier retrouve son extension maximum en formant le soubassement du phyllome suivant. L'activité mitotique qui permet la mise en place de ce soubassement a lieu dans le « méristème de flanc » ou « anneau initial ». Le tissu mis en place lors de la formation des soubassements forme l'écorce et la stèle de la tige, qui sont donc bien en relation étroite avec les feuilles. Mais la moelle provient elle d'un méristème médullaire à cellules disposées en files longitudinales, et dont l'activité n'est pas dépendante du rythme plastochronique. L'ontogénie montre ainsi que les tissus externes de la tige, jusques et y compris la stèle sont formés en rapport avec les feuilles, mais pas la moelle. Buvat (1952) a particulièrement précisé ces faits et tend à voir en cela un argument pour la théorie du péricaulome.

Majumdar (1942, 1947, 1949) admet lui aussi que la stèle est métamérisée en unités, mais pour lui, celles-ci n'existent que dans la mesure où elles sont visibles extérieurement sous forme de côtes ou bombements en rapport avec la feuille. Lorsque des traces foliaires se poursuivent intérieurement à des traces de feuilles sous-jacentes, cela signifie que ces traces se différencient dans le phyton de cette feuille sous-jacente. En particulier, chez *Heracleum*, à feuilles totalement embrassantes, les traces d'une feuille sont externes dans la stèle de l'entre-nœud juste sous-jacent à la feuille ; dans le suivant, vers le bas, elles se voient encore, mais intérieurement par rapport aux traces de la feuilles correspondant à ce second entre-nœud. Cela signifie pour Majumdar que le phyton ne s'étend que sur un entre-nœud, ensuite ses traces se différencient dans l'entre-nœud sous-jacent, « modelé » sous l'influence des traces de sa propre feuille.

Dans des plantes à feuilles non embrassantes (*Delphinium*, *Prunus*, *Paullina*, *Passiflora*), en suivant les traces d'une feuille vers le bas depuis son insertion, on voit que la trace médiane se poursuit longuement à l'extérieur de la stèle et correspond à une côte visible à l'extérieur de la tige, tandis que les marques externes des traces latérales se poursuivent moins bas parce que celles-ci sont vite recouvertes par les traces latérales des feuilles voisines, à un niveau différent pour chacune d'elles. A partir de ce moment, pour Majumdar, le phyton est plus étroit car les traces latérales se différencient dans les phytons des feuilles voisines dont les propres traces latérales sont repérables extérieurement à ce niveau.

En fait, il nous paraît plus logique de « décomposer » le système vasculaire en phytomères (voir plus bas) comprenant les feuilles et les régions de stèle qui leur correspondent et qui peuvent être mises en évidence en suivant les traces foliaires, d'abord libres dans l'écorce, puis pénétrant parmi les faisceaux de la stèle. Griffiths et Malins (1929-1934) considéraient que les unités de croissance ne sont définies que jusqu'au moment où les traces s'intègrent dans la stèle. En fait ces traces une fois arrivées dans la stèle sont encore reconnaissables (Majumdar, Duchaigne) sur une certaine longueur, avant de confluer avec d'autres traces. Sur ce trajet le phytomère se poursuit.

Flot dès 1905-1907 avait d'ailleurs bien souligné aussi « l'origine commune des tissus dans la tige et dans la feuille ». Il avait montré que le « méristème vasculaire » de la tige se forme en relation avec chaque primordium foliaire. Mais pour lui, les « initiales de la moelle » de la pousse principale participaient à la formation du bourgeon axillaire, et il admettait une continuité ontogénique entre les moelles des pousses principale et axillaires. Il considérait, comme Majumdar, la tige comme formée par la succession de « segments foliaires » (1) comprenant chacun une feuille, son bourgeon axillaire et l'entre-nœud sous-jacent. L'erreur de Flot est d'avoir attribué une origine trop profonde aux bour-

(1) Le sens de cette expression chez Flot n'est évidemment pas celui que lui donnent les ontogénistes modernes.

Source : MNHN, Paris

geons axillaires et par conséquent d'avoir admis une continuité des moelles, qui en fait n'intervient que tardivement. Il en est de même de la continuité primitive qu'il admettait entre la moelle de la tige et la « moelle » de la feuille.

Il semble que dans une pousse dont l'apex montre un fonctionnement plastochronique, la tige soit effectivement métamérisée. Sa formation en rapport avec chaque feuille le montre clairement, *et la stèle est également impliquée dans cette métamérie.* Par contre, la moelle n'est pas impliquée dans celle-ci, comme l'avait vu Gaudichaud (voir ci-dessus). Pour préciser la forme de chaque métamère, l'étude de l'ontogénie apicale ne sera pas suffisante. Il faudra étudier la morphologie de la stèle comme l'on fait Priestley et coll. pour *Alstroemeria* et Majumdar (1942) ou Duchaigne (1949) pour les Dicotylédones.

La métamérie de la pousse est donc particlle, puisqu'elle n'affecte pas la moelle. Le terme de phyton ayant été mal compris, à cause du sens phylogénique qu'on lui a souvent attribué, il paraît préférable d'employer le terme de *phytomère* (métamère végétal, Galinat, 1959) (1).

A notre avis, la notion de phytomère est utilisable indépendamment de toute interprétation phylogénique. « Le terme phytomère est utilisé pour décrire le niveau d'organisation représenté par une répétition d'organes spécialisés » de la plante (Galinat). Galinat ne connaît d'ailleurs pas les conceptions de Priestley ou de Majumdar. Il admet que dans le cas du Maïs, un « cycle phytomérique » est formé d'une feuille de son bourgeon axillaire et de l'entre-nœud sus-jacent, et il a essayé de suivre cette unité dans l'inflorescence et la fleur de cette plante.

La notion de phytomères sera pour nous celle d'« unités de croissance » de Priestley, modifiée grâce aux résultats des travaux ontogéniques. L'axe médullaire sera garni, le plus souvent, dans la plante actuelle, par un manteau de phytomères se succédant suivant des orthostiques. Bien entendu, il n'est pas exclu que même chez les Phanérogames, la stèle puisse ne pas être totalement métamérisée, quoique la métamérie soit très générale. Cette absence de métamérie de la stèle se trouve chez les tiges dont le développement apical n'est pas plastochronique (*Elodea*, *Hippuris*).

La métamérie de la stèle est masquée par le développement des formations secondaires, les traces foliaires apparaissent comme formées dans des lacunes d'une stèle continue ; mais il est regrettable que la recherche du nombre de traces dans cet état ait détourné les anatomistes de l'étude de la vascularisation primaire encore peu connue (Philipson, 1963) et qui met en évidence la métamérisation de l'appareil conducteur.

On sait que Potonié (1912) admettait que la moelle correspondait précisément à un axe jadis vascularisé, mais qui aurait perdu ses faisceaux parce que ceux d'un *péricaulome* formé par les bases foliaires aurait pris sa place au point de vue physiologique. Pour une plante moderne, cette conception revient exactement à celle que nous exposons.

Cependant, il faut aussi tenir compte de la formation d'un manteau de bases foliaires souvent non vascularisées et qui forment les « segments foliaires » visibles dans beaucoup de plantes et étudiés par Hofmeister (1862, 1868), Čelakovský (1902 a) et Saunders (1923). Ce dernier auteur disait que les feuilles forment une « peau foliaire » de quelques cellules d'épaisseur autour de la tige. Troll (1937, p. 263-286) a donné un exposé détaillé de ces faits.

La métamérie de la tige et de la stèle dont nous avons parlé laisse intacte la différence actuelle entre axe et appendice, parce que chaque phytomère comprend une portion caulinaire et une portion foliaire très distincte. Cette dualité permet justement de mettre en évidence la cortication à laquelle nous faisions allusion, puisque les caractères propres à la feuille (coloration, pilosité) se poursuivent sur ses parties unies à la tige, ce qui permet de saisir le phénomène.

Quant à l'interprétation phylogénétique de Potonié, elle n'est pas inconciliable comme nous allons le voir avec l'interprétation que Zimmermann donne actuellement de la stèle.

Au sujet de la phyllotaxie des phyllomes, et par conséquent des phytomères, nous ferons rapidement deux remarques.

Priestley et Scott (1932) soulignent que pour eux la spirale dite génétique n'est qu'une apparence, elle résulte des rapports de proximité des différentes unités de croissance qui se forment successivement sur l'apex. Ces rapports seraient déterminés par la nécessité pour un primordium

(1) Galinat n'indique pas être le créateur de ce terme. Nous ignorons qui en est l'auteur.

Source : MNHN, Paris

d'apparaître le plus loin possible du primordium juste précédent (et en tout cas au moins à un tiers de circonférence de lui) tout en étant suffisamment éloigné du primordium formé deux plastochrones avant lui. Les auteurs sont amenés ainsi à une très intéressante précision de la règle d'Hofmeister (apparition de chaque nouveau primordium aussi loin que possible de celui formé avant lui) et à une explication fort convaincante de la signification des divergences observées dans les types de phyllotaxie. Leurs travaux sont demeurés trop peu connus.

Très souvent la spirale apparaît nécessairement du fait des rapports de position entre unités de croissance, mais elle est *plutôt phénétique que génétique*. Les hélices foliaires de Plantefol se voient nécessairement lorsque la spirale est apparente, puisque l'existence de cette dernière entraîne nécessairement celle des parastiques. D'autre part, ces hélices sont bien visibles dans des cas où la spirale l'est peu. L'observation de la contiguïté des segments foliaires sur la tige permet de suivre ces hélices. Mais celles-ci ne sont probablement aussi que des apparences dues au placement des unités de croissance les unes par rapport aux autres. On peut d'ailleurs *toujours* déterminer les points d'une spirale unique si l'on a « repéré » des parastiques. Dans certains cas, la spirale est plus visible que les parastiques, dans d'autres les parastiques sont plus apparentes que la spirale, ou bien on ne voit ni l'une ni les autres. C'est le cas des phyllotaxies alterne-distique et opposée-décussée. Les phytomères dans une tige à phyllotaxie alterne-distique se forment alternativement d'un côté et de l'autre, et s'empilent donc sans qu'on ait à chercher de spirale ou d'hélice. De même pour la naissance de paires croisées de phytomères dans les pousses à phyllotaxie opposée-décussée. Si dans ce dernier cas, leur naissance est légèrement décalée dans le temps et dans l'espace, on pourra obtenir une disposition des ébauches où une spirale deviendra apparente.

Puisqu'un primordium va se différencier plus près de celui qui le précède de deux plastochrones que de celui qui le précède d'un seul, on pourra toujours dire (Buvat, 1952 ; Nougarède, 1965) que le primordium n^{-2} induit la prolifération du primordium n. Malheureusement, ce raisonnement s'appliquerait encore plus étroitement en admettant qu'un primordium induit la prolifération de celui qui est formé trois plastochrones après, et qui, au niveau de l'apex, est encore plus proche de lui dans l'espace (Cutter, 1959). Il y aurait alors trois hélices foliaires tournant dans le sens de la spirale unique. Nougarède (1965, p. 324) reconnaît cette possibilité et dit que dans le cas de *Cheiranthus cheiri* qui avait suscité cette remarque de Cutter, il faut choisir la solution à deux hélices parce que l'étude phyllotaxique de la tige conduit à en admettre deux, mais elle ajoute aussitôt que « dans la plupart des cas les règles de contiguïté permettant de supposer plusieurs systèmes d'hélices foliaires ; en général, c'est le système comportant le nombre minimum d'hélice qui s'accorde le mieux avec l'ontogenèse apicale ». Il semble que dans divers cas aussi ni l'étude morphologique ni l'étude ontogénique ne permette vraiment de choisir un nombre de parastiques qui serait « génétique » (voir Codaccioni, 1962 ; Favard, 1963).

On a cependant apporté des arguments expérimentaux pour prouver l'existence d'hélices foliaires Loiseau (1969). Dans des verticilles d'*Impatiens roylei* Walp. notamment (Loiseau, 1959), la suppression d'un centre générateur empêche pendant un certain temps le développement des feuilles qui se seraient formées sur l'hélice correspondante, tandis que des feuilles produites par les autres hélices se forment dans le secteur blessé de la tige.

Cependant, il est clair que la suppression d'un primordium va perturber les relations de concurrence qui déterminent le placement des primordiums. Lorsqu'un primordium (2) vient d'être supprimé dans un verticille trimère formé des phyllomes 1, 2 et 3, le verticille suivant va se développer en répondant seulement aux influences de deux primordiums plus âgés, et non de trois. Tandis que normalement entre les deux primordiums 1 et 3 se trouve un primordium 2 qui délimite deux zones où se forment deux primordiums, si 2 est supprimé, il n'y a plus qu'une seule zone continue située entre 1 et 3. On peut alors comprendre qu'un seul primordium se développe, au verticille suivant, entre 1 et 3, et le verticille sera dimère. Il en résultera l'*impression* de la suppression d'une hélice foliaire et du développement dans la zone blessée d'un prim ordiumsupposé appartenir à l'une des deux autres. Cette disposition modifiée peut alors influencer le placement des primordiums qui apparaissent ensuite.

Dans une phyllotaxie verticillée, l'angle fait par un primordium et celui le plus voisin du verticille suivant est inférieur à 1/3 de circonférence, minimum « tolétable » dans les phyllotaxies spiralées. C'est

Source : MNHN, Paris

d'aprés Priestley et Scott parce que le temps qui sépare les deux initiations est plus long dans le cas des verticilles, et l'influence inhibitrice du précédent est moins grande, parce qu'il est plus âgé.

Par ailleurs, on observe des modifications morphologiques (existence de bourgeons axillaires favorisés, dédoublement d'ébauches) qui se produisent le long de parastiques. Bugnon et Gallion (1966) en ont donné de beaux exemples dans le cas des inflorescences de Graminées. Mais dans d'autres cas, des modifications se produisent le long d'orthostiques, par exemple les cas de divisions de feuilles étudiées chez *Lonicera* par Čelakovský (1894), ou de différence de développement entre bourgeons signalés par Troll (1939, p. 416-417), Champagnat (1949) ou Bowes (1961, 1966). Par conséquent, il serait dangereux d'y voir un argument physiologique pour l'existence d'hélices foliaires génétiques.

* * *

Puisque les hélices comme la spirale ne sont sans doute que des apparences dues au mode de placement des phytomères, il est bien compréhensible que ces apparences changent avec la partie de la plante qu'on étudie. Si des primordiums foliaires se forment lentement dans la partie végétative, ils pourront donner l'impression d'être sur quelques hélices. Leur rythme de formation s'accélérant beaucoup au niveau de l'androcée par exemple, on verra de nombreuses hélices, ou bien un réseau complexe, où on ne pourra plus suivre les courbes qui apparaissaient dans la région végétative. Mais ces modifications de placement des phytomères n'ont aucune conséquence sur les homologies qu'on doit accepter entre eux, d'aprés l'étude morphologique.

Une autre complication doit souvent se produire au niveau des phyllomes floraux. Il s'agit de l'existence de phyllomes multiples. On avait admis depuis longtemps (Moquin-Tandon, 1826) que dans diverses fleurs des phalanges d'étamines correspondaient en fait au dédoublement congénital d'une seule étamine. Payer (1857, p. 717-718) avait accepté cette façon de voir en montrant que ces phalanges se forment sur des proéminences du réceptacle dont la position est celle qu'on pourrait attendre d'étamines simples. De cette façon, on comprenait facilement le développement souvent centrifuge de ces phalanges staminales. Murbeck avait accepté cette interprétation dans le cas des Papavéracées (1912) et des Rosacées (1941). Mais elle fut repoussée par les auteurs anglo-saxons (Corner, 1946 ; Eames, 1961). Cependant les récents travaux ontogéniques de Hiepko (1964) et Leins (1964 a et b, 1965, 1967) ont confirmé cette vue chez les Paeoniacées, Myrtacées, Rutacées (1) et Hypéricacées. Il faut évidemment alors étudier la phyllotaxie florale en tenant compte des étamines primitives, isomères du périanthe.

De toute manière, la phyllotaxie florale est différente de la phyllotaxie végétative. Dans une plante à phyllotaxie quinconciale, la corolle pentamère devrait avoir ses piéces superposées aux sépales, et les étamines externes devraient être superposées aux pétales. La premiére disposition se rencontre, mais très rarement (*Ternstroemia*, *Eurya*, *Anneslea*, Eichler, 1878, p. 245-246). Le second cas serait une obdiplostémonie « primitive ». En fait, les cas actuellement connus d'obdiplostémonie sont sans doute au contraire dérivés du type habituel par déplacement secondaire, post-génital, du verticille interne (Leins, 1964 ; Eckert, 1966 ; Gelius, 1967).

A vrai dire, il est probable que les dispositions des phytomères (et phyllomes) sexués (anthotaxie de Leppik, 1961), des pièces périanthaires (sémataxie) et des piéces végétatives (phyllotaxie) ont évolué en rapport avec leur rôle dans la vie de la plante, à partir de quelque disposition plus ancienne et plus simple. De même que la morphologie de ces piéces s'est modifiée, de même leur disposition. Il n'y a pas lieu de penser que les phyllomes floraux aient jamais eu la forme ni la disposition (phyllotaxie) des phyllomes végétatifs *actuels*. Ceci ne retranche rien à leur homologie.

(1) Pour celles-ci, Tillson et Bamford (1938) inclinaient d'après l'étude anatomique vers cette interprétation.

Source : MNHN, Paris

Chapitre II

ESSAI D'INTERPRÉTATION PHYLOGÉNIQUE

L'ensemble du végétal actuel est métamérisé, et chaque métamère (phytomère) se termine par un phyllome libre en grande partie.

On ne dispose pas, comme on sait, de documents paléontologiques concernant l'origine d'une telle disposition chez les Phanérogames. Mais dans le cas des Ptéridophytes, il nous semble que la théorie du télome fournit la meilleure conception unitaire (Guédès, 1966 a).

Les conceptions phytonaires n'ont été que rarement envisagées par leurs auteurs au point de vue phylogénique (Čelakovský, 1884 b, 1901). On pourrait penser à l'existence de phytomères isolés devenus très vite peltés-diplophylles et sexués, qui se seraient multipliés sous forme de colonies dont beaucoup d'éléments se seraient stérilisés et auraient formé des phyllomes végétatifs (Gavaudan, comm. pers.). A vrai dire, il reste alors à expliquer l'origine des premiers phytons, et c'est ce qu'on peut tenter encore de faire grâce à la théorie du télome.

Plutôt cependant que d'envisager l'existence à un moment donné de phytomères libres bien formés, nous préférons, avec Zimmermann (1965), envisager la formation simultanée de phyllomes et d'axes à partir des télomes et mésomes primitifs.

Sans exposer de nouveau les bases de la théorie du télome, nous soulignerons seulement que pour Zimmermann (1952, 1956, 1959, 1965), la stèle moderne munie de nombreux pôles ligneux entourant une moelle ne résulte pas d'une « médullation » d'une protostèle primitive, mais *chaque pôle ligneux* correspond à une telle protostèle primitive. L'ensemble de la stèle actuelle est un système dichotome de mésomes, comme la feuille, mais au lieu que les divisions se fassent dans un même plan comme dans la feuille, elles se font de façon à ce que les mésomes soient disposés en éléments parallèles formant une masse cylindrique. Les divisions formant les divers mésomes de la stèle se produisent de plus en plus précocement au cours du développement de la plante, pendant la phylogénie. Une structure solénostélique puis dictylostélique peut ainsi être acquise à partir de la protostèle primitive souvent présente à la base du corps chez les Fougères. La moelle est formée par les secteurs corticaux des différents mésomes se trouvant à l'intérieur du manchon délimité par la stèle qu'ils forment. Ainsi la tige et les feuilles sont des faisceaux ou des éventails de télomes et de mésomes. Ce point doit être souligné car la théorie du télome a été surtout exposée en France par Emberger (1944, 1952, 1960) qui n'a pas, semble-t-il, tenu compte de cette façon d'interpréter la stèle.

Au point de vue anatomique, on remarquera que l'interprétation de Zimmermann est parfaitement compatible avec les vues de Chauveaud. En effet, il suffit d'admettre que le système vasculaire de chaque mésome primitif (protostèle à pôle central) subsiste sous forme d'un convergent. Chadefaud (1944) avait déjà fait remarquer que des observations de Scott et Sarschmitt (1933) montrent que parfois les éléments vasculaires d'un faisceau ne se différencient qu'à partir d'un secteur du procambium, dont l'ensemble pourrait rappeler une protostèle (cas des faisceaux de l'hypocotyle de Ricin).

Dans l'interprétation de Zimmermann, il n'y a pas d'axe médullaire vrai, mais on voit bien que la stèle sera en rapport avec les feuilles puisque celles-ci seront des éventails télomiques libres, terminant les mésomes qui forment l'axe de la plante. De cette façon la relation mise en évidence *actuellement* est expliquée *phylogénétiquement*. La théorie du péricaulome de Potonié est compatible avec cette interprétation si l'on admet que l'axe médullaire qui pour cet auteur perd sa vascularisation, ne la

Source : MNHN, Paris

perd en fait qu'à cause du déplacement basipète des divisions qui forment les pôles ligneux d'une solénostèle. Potonié (1912, p. 172, fig. 122) figure une coupe de tige d'*Asteroclaena ramosa* Cotta où l'on voit une protostèle à nombreux pôles entourés de traces foliaires. Dans une Cyathaeacée (*id.*, fig. 123), il y a des faisceaux mésarches disposés en anneau, et une moelle non vascularisée. Ce n'est pas toutefois parce que la vascularisation d'un axe central est disparue, mais parce que les divisions qui donnaient naissance aux traces foliaires progressivement sur toute la hauteur de la protostèle chez *Asteroclaena* se produisent en grand nombre sur un court espace à la base de la plante, où la protostèle existe sans doute encore. La dictyostèle des régions supérieures est bien uniquement formée des faisceaux correspondant aux feuilles, comme chez les Phanérogames (1).

Les différents modes de ramification des faisceaux de la stèle primaire des Phanérogames pourront probablement s'interpréter en termes de dichotomies successives comme c'est le cas pour la vascularisation des feuilles et des phyllomes floraux (Zimmermann, 1959, 1965 ; Guédès, 1965 g, 1966 a).

Appliquée au niveau des phyllomes floraux, la théorie du télome peut parfaitement rendre compte de leur morphologie. Les sporophylles possèdent des télomes fertiles formant le sac pollinique ou les nucelles. Le seul point à souligner est qu'on ne peut interpréter avec Zimmermann ou Wilson (1937, 1942, 1950) l'étamine comme formée d'un synange de quatre microsporanges. L'étude des étamines pétaloïdes et foliarisées montre clairement que chaque sac pollinique est formé par une marge correspondant à de nombreux télomes ; chaque sac est lui-même un synange, quoique la vascularisation de celui-ci soit réduite, en général.

Les phyllomes étaient sans doute plans ancestralement. Comme actuellement la morphologie peltée-diplophylle est liée à la sexualisation (Gavaudan, 1959), et que d'autre part tous les phyllomes étaient peut-être sexués à l'origine, on peut penser que dans la lignée des Angiospermes est intervenue une phase où tous les appendices étaient sexués et peltés-diplophylles tout en étant végétatifs. L'association des deux premières particularités se serait conservée dans les pièces sexuées actuelles. La peltation manifeste ne se serait conservée qu'assez rarement dans les pièces demeurées végétatives.

La théorie du télome est presque entièrement hypothétique dans le cas des Angiospermes. En l'absence de certitude quant aux ancêtres de ceux-ci, elle a du moins l'avantage de pouvoir aisément rendre compte des faits actuels qui conduisent à la conception gœthéenne. C'est d'ailleurs pour Meuse (1966) un inconvénient : il lui reproche de « sauver » la conception classique. Mais ce sera pour nous son grand avantage, puisque cette conception est la seule bien établie.

(1) Les faisceaux purement caulinaires auxquels nous avons fait allusion sont peut-être toutefois l'indice de télomes et mésomes caulinaires non prolongés par des feuilles. Ils pourraient exister dans la moelle de plantes où ils ne seraient plus vascularisés, et impossibles à déceler. La moelle serait alors d'origine plus complexe qu'il n'est indiqué ici.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LA CONCEPTION GŒTHÉENNE ET L'*URPFLANZE*

Quoi qu'il en soit des interprétations phylogéniques, nos observations nous conduisent à confirmer totalement la conception gœthéenne du végétal angiosperme actuel. Cette interprétation s'applique probablement d'une façon plus générale aux Cormophytes. On peut parfaitement parler de *fleur* chez les Ptéridophytes, et même chez les Bryophytes. Les bractées terminales à bases élargies d'un *Polytrichum juniperinum* HEDW. mâle par exemple constituent une fleur ; on ne sait toutefois si les anthéridies sont homologues de feuilles. La comparaison des épis sporifères de Sélaginelles ou de Fougères à frondes dimorphes (*Blechnum* par exemple) avec des fleurs est parfaitement justifiée (TROLL, 1928, p. 53 ; EMBERGER, 1960, 1. p. 105). Dans le second cas évidemment la fleur est normalement prolifère, puisque aux sporophylles de l'année succèdent sur le même axe les trophophylles de l'année suivante. La fleur femelle de *Cycas* est aussi normalement prolifère.

Il est exact que les parties sexuées sont ou bien dépendantes de l'axe (Bryophytes, Lycophytes) ou bien de la feuille. Dans le dernier cas, il y a des sporophylles. Dans les deux cas, il doit s'agir de télomes fertiles qui sont ou non incorporés à une structure foliaire voisine. Les observations paléontologiques (FLORIN) et ontogéniques (HAGERUP) montrent que dans le cas des Conifères, les ovules correspondent à des sporophylles. Le cône est inflorescentiel, la fleur est le rameau court à l'aisselle de l'écaille tectrice, rameau qui forme d'abord les ovules-sporophylles, puis les constituants de l'écaille séminale, dont la disposition peut être précisée par l'étude tératologique (GUÉDÈS, 1970 a). Il y a alors effectivement stachyosporie. Chez les Angiospermes au contraire, la phyllosporie paraît être le cas universel. Les télomes fertiles sont incorporés dans des phyllomes carpellaires. Des cas de stachyosporie ne sont pas inconcevables, mais ils ne sont pas démontrés (GUÉDÈS, 1966 a).

D'une manière générale, la fleur est une structure gemmaire dont l'élongation est inhibée en rapport avec la sexualisation qui affecte certains phyllomes disposés de façon précise : les phyllomes femelles étant toujours situés au-dessus des phyllomes mâles.

Nous avons expliqué ailleurs (GUÉDÈS, 1967 d) pourquoi nous ne pouvons admettre pour l'instant les interprétations « inflorescentielles » qu'on a proposées pour la fleur de certaines Angiospermes [1]. Cette fleur semble toujours « mono-axiale » : les phyllomes sexués et stériles sont tous portés sur le même axe floral. Ils ne forment de bourgeons axillaires que tératologiquement (*prolifération axillaire* des tératologistes) ; très exceptionnellement le fait est normal (cas de *Monotropa*, EICHLER, 1875, p. 345). Jamais ces bourgeons axillaires de certains phyllomes ne portent normalement d'autres phyllomes floraux.

La conception « strobiloïde » de la fleur des Angiospermes (ARBER et PARKIN, 1907-1909, PARKIN, 1923) semble donc s'imposer plus que jamais. ZIMMERMANN (1957, 1959, 1965) a expliqué comment on peut en rendre compte phylogénétiquement, à partir d'un stade ancestral à sporophylles non rassemblés en étages séparés des trophophylles, puis ne se formant que dans la région terminale de la plante, puis entourés d'éléments foliaires spécialisés.

Cette conception est parfaitement conciliable avec les vues des physiologistes (WARDLAW, 1957, 1965 ; HESLOP-HARRISON, 1963 ; BRULFERT, 1965 ; voir aussi WEBER, 1952 et nos discussions dans GUÉDÈS, 1966 a et 1967 a). Ceux-ci montrent que l'apex actuel passe par une série de phases déterminant la morphologie spéciale des phyllomes formés progressivement par l'apex floral. C'est évidemment la modification des processus physiologiques déterminant ces phases qui au cours des ontogénies

(1) Voir aussi ROHWEDER & TREU-KOENE (1971) pour une excellente critique de ces théories.

Source : MNHN, Paris

successives a dans la phylogénie déterminé les modifications évolutives de la morphologie et de la localisation des phyllomes floraux.

D'aprés tout cela, on peut parfaitement envisager encore une *Urpflanze* simple, type des Angiospermes actuelles, comme celle qu'ont conçue SCHLEIDEN (1859, pl. 5), KERNER VON MARILAUN (1894, p. 12) ou TROLL (1937, p. 55) (1).

Cette *Urpflanze* ne prétend absolument pas représenter une forme phylogéniquement ancestrale, mais seulement une structure simple de laquelle on puisse faire dériver par la pensée les diverses formes actuelles. C'est ce que les zoologistes DELAGE et HÉROUARD appelaient un « type concret », notion raillée par CUÉNOT (1952, p. 21), sans doute à tort. Dans le cas des Angiospermes, on ne peut de toute façon proposer avec sûreté aucun véritable archétype, et la constitution d'une *Urpflanze* est la meilleure méthode dont on dispose pour faire saisir les homologies existant entre toutes les Angiospermes.

Il est trés satisfaisant de voir que le phylogéniste ZIMMERMANN (1938-1939, 1953, 1965) ne répudie pas cette notion. Il a publié lui-même un tel schéma, fondé sur la succession des phyllomes chez *Pulsatilla vulgaris* MILL. Il s'agit d'uno *Urpflanze* applicable à un seul genre, voire à une seule espéce. On doit en fait essayer de concevoir un type le plus général possible duquel on pourra déduire toutes les Angiospermes.

Une telle *Urpflanze* possédera un axe prolongé par une racine. Son axe formera des appendices aplatis, vascularisés, à faisceaux paralléles. Les éléments foliacés (phyllomes) ainsi conçus peuvent donner naissance aux divers types de pièces végétatives, des cotylédons aux feuilles bractéales, comme nous l'avons vu. A leurs aisselles naîtront des pousses axillaires. Ces phyllomes seront disposés de façon régulière suivant une phyllotaxie alterne-distique qui permet la séparation optimum entre deux primordiums consécutifs (1/2 circonférence).

Dans la région supérieure de la plante, les phyllomes deviendront plus petits et moins espacés, leurs marges porteront des sporanges monangiaux. Ces phyllomes seront hétérosporés. Les phyllomes mâles, toujours situés en dessous des phyllomes femelles, prendront la morphologie diplophylle, et leurs sporanges tendront à être fusionnés en quatre synanges polliniques. Les phyllomes femelles tendront au contraire à séparer leurs sporanges marginaux en formant autour d'eux de petites scyphies indusiales, ou tégumentaires. Leurs marges naîtront unies en bas, ils seront peltés.

Nous ne préciserons pas plus cette notion d'*Urpflanze*, qu'il n'est pas nécessaire de vouloir figurer. Il suffit d'indiquer dans quelle direction nous la concevons.

La théorie du télome nous paraît pour le moment permettre une interprétation phylogénique commode de cette organisation généralisée des Angiospermes. Les autres théories phylogéniques proposées sont contradictoires. Il faut donc partir de l'étude soignée des végétaux actuels, qui révéle effectivement une remarquable identité d'organisation dans les Angiospermes et permet la conception d'un type commun à tout le groupe, type dont l'hypothése télomique rend compte phylogéniquement.

Il s'agit sans doute de faire de la « morphologie idéaliste » mais du moins aurons-nous peut-être contribué à montrer que celle-ci n'est pas du tout coupée de l'observation sur laquelle au contraire elle s'appuie étroitement. Il en fut d'ailleurs toujours ainsi depuis le temps de GŒTHE et de BRAUN (BARON, 1929).

(1) Nous ne citons que pour mémoire la fameuse construction de TURPIN (1837) qui avait rassemblé sur un même végétal tous les types de racines, d'axes et de phyllomes qu'il connaissait, l'ensemble aboutissant, dit ARBER (1950, p. 62), à un « cauchemar de botaniste ». Mais TURPIN avait par ailleurs parfaitement compris la notion de type.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TRAVAUX CITÉS

Cette liste correspond exclusivement aux publications mentionnées dans le texte, et ne constitue donc en aucune manière une bibliographie exhaustive des questions traitées.

Adamson, R. S. 1925. On the leaf structure of *Juncus*. *Ann. Bot.*, **39**, 599-612.

Allsopp, A. 1967. Heteroblastic development in vascular plants. *Adv. Morphog.*, **6**, 127-141.

Arber, A. 1920. Tendrils of *Smilax*. *Bot. Gaz.*, **69**, 438-442.

— 1925. *Monocotyledons. A morphological study*. Cambridge. Réimpr. Weinheim, 1961.

— 1930. Root and shoot in the Angiosperms. *New Phytol.*, **29**, 297-315.

— 1934. *The Gramineae*... Cambridge. Réimpr. Weinheim, 1965.

— 1937 a. The interpretatiou on the flower... *Biol. Rev.*, **12**, 157-184.

— 1937 b. Studies in flower structure III. On the « corona » and androecium in certain Amaryllidaceae. *Ann. Bot.*, n. s., **1**, 293-304.

— 1939. Studies in flower structure V. On the interpretation of the petal and « corona » in *Lychnis*. *Ann. Bot.*, n. s., **3**, 337-346.

— 1950. *The natural philosophy of plant form*. Cambridge.

Arber, E. A. N. & Parkin, J. 1907-1909. On the origin of Angiosperms. *J. linn. Soc. London Bot.*, **38**, 29-80.

Avebury (Lord ; J. Lubbock). 1908. *On buds and stipules*. Londres.

Avery, G. S. Jr. 1933. Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.*, **20**, 565-592.

Bailey, I. W. 1956. Nodal anatomy in retrospect. *J. Arnold Arbor.*, **37**, 269-287.

Bailey, I. W. & Swamy, B. G. L. 1951. The conduplicate carpel of Dicotyledons and its initial trends of specialization. *Amer. J. Bot.*, **32**, 373-379.

Baillon, H. 1860-1861. Recherches sur l'organisation et le développement des Éricoïdées. *Adonsonia*, **1**, 189-211.

— 1870. *Histoire des plantes*, **2**, Paris.

Baker, J. G. 1878. On the new Amaryllidaceae of the Welwitsch and Schweinfurth expeditions. *J. Bot.* (G. B.), **16**, 193-197.

Balfour, E. E. 1957-1958. The development of the vascular system in *Macropiper excelsum* I... *Id.* II... *Phytomorphology*, **7**, 354-364 ; **9**, 224-233.

Baron, W. 1931. Die idealistische Morphologie... und ihr Verhältnis zur Deszendenzlehre. *Beih. bot. Zentralbl.*, **48 A**, 314-334.

Bartels, F. 1960. Zur Entwicklung der Keimpflanze von *Epilobium hirsutum* III... *Flora*, **149**, 225-242.

Baum, H. 1949. Beiträge zur Kenntnis der Schildform bei den Staubblättern. *Öst. bot. Zeitschr.*, **96**, 453-466.

— 1950. Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle... *Öst. bot. Zeitschr.*, **97**, 1-43.

— 1951. Vorlaüferpitzen im Blütenbereich. *Öst. bot. Zeitschr.*, **99**, 280-291.

— 1952 a. Die doppelspreitigen Petalen von *Ranunculus auricomus* und *neapolitanus*. *Öst. bot. Zeitschr.*, **99**, 65-77.

— 1952 b. Die Bedeutung der diplophyllen Übergangsblätter für den Bau der Staubblätter. *Öst. bot. Zeitschr.*, **99**, 228-243.

— 1952 c. Die Querzonenverhältnisse der Karpelle von *Helleborus foetidus*... *Öst. bot. Zeitschr.*, **99**, 402-404.

— 1952 d. Normale und inverse Unifazialität an den Laubblättern von *Codiaeum variegatum*. *Öst bot. Zeitschr.*, **99**, 421-451.

— 1952 e. Über die « primitivste » Karpellform. *Öst. bot. Zeitschr.*, **99**, 632-634.

— 1953 a. Über unifaziale Griffel und Narben. *Planta*, **42**, 452-460.

— 1953 b. Die Unabhängigkeit der diplophyllen Gestalt der Staubblättspreite von ihrer Funktion als Träger der Pollensäcke. *Öst. bot. Zeitschr.*, **100**, 265-269.

Baum-Leinfellner, H. 1953. Ergänzende Mitteilungen zum Problem der unifazialen Kelchblattspitzen. *Öst. bot. Zeitschr.*, **100**, 593-600.

Baum, H. & Leinfellner, W. 1953. Die ontogenetischen Abänderungen des diplophyllen Grundbaues der Staubblätter. *Öst. bot. Zeitschr.*, **100**, 91-135.

Beijerinck, W. 1940. *Calluna*. A monograph of the scotch heather. *Verhandl. k. nederl. Wetensch. Akad. Afd. Natuurk.*, **39** (4), 180 p.

Bergoldt, E. 1935. Zur Kenntnis der Stipularbildungen bei *Drosera*. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **53**, 512-522.

Bernhardi, J. J. 1842. Mémoire sur les caractères des Tulipacées... *Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e sér., **19**, 290-308.

— 1843. Recherches sur la métamorphose des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 2e sér., **20**, 106-135.

Source : MNHN, Paris

Blaser, H. W. 1944. Studies in the morphology of the Cyperaceae II. — The prophyll. *Amer. J. Bot.*, **31**, 53-64.
Bocquet, G. & Bersier, J. D. 1960. La valeur systématique de l'ovule : développements tératologiques. *Arch. Sc.* (Genève), **13**, 475-496.
Bourreau, E. 1954. *Anatomie végétale*, **1**, Paris.
Bowes, B. G. 1961. Inequality in the development of axillary members in *Glechoma hederacea*. *Ann. Bot.*, n. s., **25**, 391-406.
— 1966. Further observations on the occurrence of bud and leaf inequality in Angiosperms. *Flora A*, **157**, 281-291.
Braun, A. 1851. *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*... Leipzig.
— 1874. [Sans titre.] *Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg*, **16**, 45-54.
Brongniart, A. 1844. Examen de quelques cas de monstruosités végétales... *Arch. Muséum Hist. nat.*, **4**, 43-63.
Brooks, R. M. 1941. Comparative histogenesis of vegetative and floral apices in *Amygdalus communis*... *Hilgardia*, **13**, 249-299.
Brouland, M. 1935. Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. *Botaniste*, **27**, 1-276.
Brulfert, J. 1965. Étude du développement végétatif et floral chez *Anagallis*... *Rev. gén. Bot.*, **72**, 642-694.
Buchenau, F. 1865-1866. Der Blütenstand der Juncaceen. *Jahrb. wiss. Bot.*, **4**, 385-440.
— 1871. Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. *Abhandl. herausg. naturw. Ver. Bremen*, **2**, 365-404.
— 1890. Monographia Juncacearum. *Bot. Jahrb.*, **12**, 1-495.
Bugnon, F. 1952. Valeur morphologique des préfeuilles adossées chez les Dicotylédones I... *C. R. Congrès Soc. sav. Grenoble, sect. Sc.*, 279-286.
— 1952-1953. Valeur morphologique des préfeuilles adossées chez les Dicotylédones II... *Bull. sc. Bourgogne*, **14**, 129-134.
Bugnon, P. 1921. *La feuille chez les Graminées*. Thèse Sc. nat. Paris.
— 1923 a. Sur les homologies foliaires des feuilles cotylédonaires. *C. R. Acad. Sc.*, **176**, 1732-1734.
— 1923 b. *Bull. Soc. linn. Normandie. Trav. orig.*, 7e sér., **6**, 69-106 (cité d'après P. Bugnon, 1926).
— 1925 a. Homologies foliaires chez la Violette odorante : feuilles végétatives, préfeuilles et bractées. *C. R. Acad. Sc.*, **180**, 682-684.
— 1925 b. Homologies foliaires chez la Violette odorante : sépales et pétales. *C. R. Acad. Sc.*, **180**, 1042-1044.
— 1926. Pododes et protophyllodes végétatifs. *C. R. Sess. Ass. Fr. Avancem. Sc.*, **49** (Grenoble, 1925), 366-368.
— 1928 a. Hypophyllodes et protophyllodes chez le *Ribes sanguineum*. *Bull. Soc. linn. Normandie. Trav. orig.*, 8e sér., **1**, 38-48.
— 1928 b. Les cotylédons du *Crataegus monogyna* Jacquin sont des protophyllodes. *Bull. Soc. linn. Normandie. Trav. orig.*, 8e sér., **1**, 48-56.
Bugnon, F. & Bonnard, J. 1966. Introduction à l'étude du système préfoliaire chez les Monocotylédones. *Bull. sc. Bourgogne*, **24**, 13-38.
Bugnon, F. & Gallion, M. 1966. Hélices multiples et inflorescences des Graminées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113**, 37-44.
Burkill, I. H. 1949. The ontogeny of the stem of the common Bryony... *J. linn. Soc. London Bot.*, **53**, 313-382.
— 1958-1961. The organography and the evolution of Dioscoreaceae, the family of the Yams. *J. Linn. Soc. London Bot.*, **56**, 319-412.
Buscalioni, L. & Trinchieri, G. 1907. Sul polimorfismo fogliare del *Ginkgo*. *Malpighia*, **21**, 187-202.
Butzin, F. 1965. *Neue Untersuchungen über die Blüte der Gramineae*. Thèse. Berlin. Multigr.
Buvat, R. 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sc. nat. Bot.*, IIe sér., **13**, 199-300.
Čelakovský, L. J. 1875. Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Alliaria officinalis* Andrz. *Bot. Zeit.*, **33**, 177-182.
— 1877. Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Trifolium repens* L. *Bot. Zeit.*, **35**, 137-149, 153-164, 169-183.
— 1878 Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Stauhgefässes. *Jahrb. wiss. Bot.*, **11**, 124-174.
— 1879. Über vergrünte Eichen der *Hesperis matronalis* L. *Flora*, **62**, 465-470, 497-505, 529-539.
— 1882. Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Aquilegia* als neuer Beleg zur Foliolartheorie. *Bot. Zentralbl.*, **10**, 331-342, 372-382.
— 1884 a. Neue Beiträge zur Foliolartheorie des Ovulums. *Abhandl. köningl. böhm. Ges. Wiss.*, 6. R., **12**, *math. Naturw. Cl.*, **3**, 42 p.
— 1884 b. Untersuchungen über die Homologien der generativen Produkte der Fruchthlätter bei den Phanerogamen und Gefässkryptogamen. *Jahrb. wiss. Bot.*, **14**, 291-378.
— 1892. O abnormálnich metamorfosách květů Tulipánových... *Rospr. české. Akad. Cis. Frant. Jos. Ročn. I*, **2**, 1-32. Rés. allem. : 26-32.
— 1894. Über Doppelhlätter bei *Lonicera periclymenum* L. und deren Bedeutung. *Jahrb. wiss. Bot.*, **26**, 1-48.
— 1898 a. Über die Bedeutung und der Ursprung der Paracorolle der Narcisseen. *Bull. intern. Acad. Sc. Emper. Fr.-Jos. Ier Sc. math. nat.*, **5**, 1-14.
— 1898 b. Über petaloid umgebildete Staubgefässe von *Philadelphus coronarius* und von *Deutzia crenata*. *Öst. bot. Zeitschr.*, **48**, 371-380, 416-419.
— 1901. Die Gliederung der Kaulom. *Bot. Zeit.*, **59**, 79-114.
— 1902 a. Die Berindung des Stengels durch die Blatthasen. *Flora*, **90**, 433-465.
— 1902 b. Über die inversen Placentarbündel der Cruciferen. *Öst. bot. Zeitschr.*, **52**, 89-92.
— 1903. O listech monofaciálnich. *Rospr. české. Akad. Cis. Frant. Jos. Ročn. 12*, **2** (8), 40 p.
Chadefaud, M. 1944. Travaux récents et remarques sur l'anatomie des racines. *Rev. sc.*, **82**, 47-50.

Source : MNHN, Paris

CHAMBERLAIN, C. J. 1935. *Gymnosperms. Structure and evolution*. Chicago. Réimpr. New York, 1966.
CHAMPAGNAT, P. 1949. Ramification à régime rythmique et anisophyllie chez les végétaux supérieurs. *Lilloa* (Argentine), **16**, 161-191.
CHAUVEAUD, G. 1921. *La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie*. Paris.
CHOUARD, P. 1937. Le méristème des pousses végétatives de quelques Monocotylédones. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 10e sér., **19**, 83-92.
CHURCH, A. C. 1908. *Types of floral mechanism*, **1** (seul publ.), Oxford.
CLAYTON, W. D. 1965. An introduction to Arber's the Gramineae. *In* A. ARBER, *The Gramineae*... Réimpr. Weinheim, 1965.
CLOS, D. 1856. Importance de la gaine de la feuille dans l'interprétation des bractées, des pétales, des sépales et des écailles de bourgeons. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **3**, 679-684.
— 1857. Les vrilles des *Smilax* ni foliofes ni stipules. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **4**, 984-987.
— 1859. Sépales stipulaires. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **6**, 580-589.
— 1866. La feuille florale et l'anthère. *Mém. Acad. Sc. Toulouse*, 6e sér., **4**, 141-158.
— 1875. Des éléments morphologiques de la feuille chez les Monocotylés. *Mém. Acad. Sc. Toulouse*, 7e sér., **7**, 305-324.
— 1877. La feuilfe florale et le filet staminal. *Mém. Acad. Sc. Toulouse*, 7e sér., **9**, 413-438.
— 1878. Des stipules et de leur rôle à l'inflorescence et dans la fleur. *Mém. Acad. Sc. Toulouse*, 7e sér., **10**, 201-317.
— 1879. Indépendance, développement et anomafies des stipules ; bourgeons à écailles stipulaires. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **26**, 189-193.
— 1880. La feuille florale et le pistil. *Mém. Acad. Sc. Toulouse*, 8e sér., **2**, 197-224.
— 1884. Contribution à la morphologie du calice. *Mém. Acad. Sc. Toulouse*, 8e sér., **6**, 190-206.
— 1900. De l'indépendance fréquente des stipules, bractées, sépales et pétales stipulaires. *Actes Congr. intern. Bot.*, **1** (Paris), 213-220.
CODACCIONI, M. 1962. Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupulifères. *Rev. Cytol. Biol. végét.*, **25**, 1-208.
COLOMB, G. 1887. Recherches sur les stipules. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e sér., **6**, 1-76.
CORNER, E. J. H. 1946. Centrifugal stamens. *J. Arnold. Arbor.*, **27**, 423-437.
COSTE, H. 1906. *Flore de France*, **3**, Paris. Réimpr. Paris, 1939.
CRAMER, J. 1864. *Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien*..., **1** (seul publ.), Zürich.
CRITCHFIELD, W. B. 1970. Shoot growth and heterophylfy in *Ginkgo biloba*. *Bot. Gaz.*, **131**, 150-162.
CUÉNOT, L. 1952. *L'évolution biologique*... Paris.
CUSSET, G. 1965. Les nectaires extra-floraux et la valeur de la feuille des Passifloracées. *Rev. gén. Bot.*, **72**, 145-216.
— 1970. Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. *Boissiera*, **16**, 210 p.
CUSSET, G. & TRAN THI TUYET HOA. 1965. La figule de fa feuille végétative des *Carex*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **112**, 42-54.
— 1969. La ligule d'*Oryra sativa* L. Un autre point de vue. *Flora B*, **158**, 603-607.
CUTLER, D. F. *Anatomy of the Monocotyledons*, IV, Juncales, Oxford.
CUTTER, E. 1959. On a theory of phyllotaxis and histogenesis. *Biol. Rev.*, **34**, 243-263.
DE BARY, A. 1877. *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne*. Leipzig.
DE CANDOLLE, A. P. 1827. *Organographie végétale*, 2 vol., Paris.
DE CANDOLLE, C. 1899. Sur les feuilfes peltées. *Bull. Trav. Soc. bot. Genève*, **9**, 1-51.
DEINEGA, V. 1898. Beiträge zur Kenntnis der Entwickfungsgeschichte des Bfattes... *Flora*, **85**, 439-500.
DOMIN, K. 1911 a. Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbifdungen. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, **24**, 117-326.
— 1911 b. Ein Beitrag zur Morphofogie des Dicotylenblattes. *Bull. intern. Acad. Sc. Emper. Fr.-Jos. Cl. Sc. math. nat. Méd.*, **16**, 145-170.
— 1931. Phylogenetic evolution of the phyllome. *Amer. J. Bot.*, **18**, 237-242.
DORMER, K. J. 1944. Some examples of correlation between stipules and lateral feaf traces. *New Phytol.*, **43**, 151-153.
DUCHAIGNE, A. 1949. L'ontogénie de l'appareil conducteur du *Vicia sativa* L. et ses conséquences pour la définition de la tige. *C. R. Acad. Sc.*, **228**, 1964-1965.
DULIEU, H. 1967. Sur le mode de formation du limbe de l'Œillet. *C. R. Acad. Sc. D*, **264**, 1020-1023.
— 1967-1968. Emploi de chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire. *Bull. scient. Bourgogne*, **25**, 13-72.
DULIEU, H. & BUGNON, F. 1966. Chimères chlorophylliennes mérielines et ontogénie foliaire chez le Tabac. *C. R. Acad. Sc. D*, **263**, 1714-1717.
DULIEU, H., TURLIER, M. F. & BUGNON, F. 1967. Sur l'ontogénie du limbe foliaire chez le *Linum grandiflorum* DESF. Comparaison avec les cas du Tabac et de l'Œillet. *C. R. Acad. Sc. D*, **264**, 1414-1416.
DUPUY, P. 1963. *Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie... chez les Angiospermes*. Thèse Sc. nat. Poitiers.
DUPUY, P. & GUÉDÈS, M. 1964. Transformation de l'ovule des Angiospermes au cours des virescences. *C. R. Acad. Sc.*, **258**, 1616-1619.
— 1969. Interprétation de la morphologie du cône femelle du *Pinus pinaster*... *C. R. Acad. Sc. D*, **269**, 36-39.
— 1972. Les cataphylles pétiolaires de *Fraxinus excelsior* et *Juglans regia*. *Beitr. Biol. Pflanzen*, sous presse.
DUPUY, P. & GUYOT, M. 1965. La structure de l'étamine virescente de *l'Escholtzia californica* CHAM. ... *C. R. Acad. Sc.*, **260**, 4311-4814.

Source : MNHN, Paris

Eames, A. J. 1931. The vascular anatomy of the flower... *Amer. J. Bot.*, **18**, 147-188.
— 1951. Again « The new morphology ». *New Phytol.*, **50**, 17-35.
— 1961. *Morphology of the Angiosperms*. New York.
Eames, A. J. & Wilson, C. L. Carpel morphology in the Cruciferae. *Amer. J. Bot.*, **15**, 251-270.
Eckert, G. 1966. Entwicklungsgeschichtliche und blütenanatomische Untersuchungen zum Problem der Obdiplostemonie. *Bot. Jahrb.*, **85**, 523-604.
Eichler, A. W. 1861. *Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes...* Thèse. Marburg.
— 1875-1878. *Blütendiagramme...*, 2 vol., Leipzig. Réimpr. Eppenheim, 1954.
Emberger, L. 1942. *Les plantes fossiles...* Paris; 2e éd., Paris, 1968.
— 1952. Tige, racine, feuille. *Ann. biol.*, **28**, C 109-C 128.
— 1960. Les végétaux vasculaires, **1**. *In* M. Chadefaud et L. Emberger, *Traité de botanique systématique*, **II**, Paris.
Engelmann, G. 1832. *De Antholysi Prodromus*. Francfort.
Engler, A. 1876. Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. *Jahrb. wiss. Bot.*, **10**, 275-316.
— 1926. Angiospermae. Kurze Erläuterung... *In die natürlichen Pflanzenfamilien... 2te... Auflage... von A. Engler*, **14 a**, Leipzig.
Ertl, O. 1932. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung der Blattnervatur der Araceen. *Flora*, **126**, 115-248.
Esau, K. 1965. *Plant anotomy*, 2e éd., New York.
Fankhauser, J. 1882. *Entwicklung des Stengels und Blattes von Ginkgo*. Thèse. Berne.
Favard, A. 1963. Contribution à l'étude histologique de la croissance et du développement des *Drosera*. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 12e sér., **4**, 265-501.
Fisk, E. L. & Millington, W. F. 1962. *Atlas of plant morphology*, **2**, Minneapolis.
Fisher, J. B. 1971. Inverted vascular bundles in the leaf of *Cladium* (Cyperaceae). *Bot. Journ. Linn. Soc. London*, **64**, 277-293.
Flot, L. 1905-1907. Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. *Rev. gén. Bot.*, **17**, 448-472, 519-535; **16**, 26-43, 110-129, 167-185, 220-240, 344-352, 428-432, 466-471, 499-508; **19**, 29-41, 70-90, 116-124, 169-192.
Foster, A. S. 1928. Salient features of the problem of bud-scale morphology. *Biol. Rev.*, **3**, 123-164.
— 1929. Investigations on the morphology... of foliar organs I. The foliage leaves and cataphyllary structures in the Horsechestnut... *Amer. J. Bot.*, **16**, 441-501.
— 1932. Investigation on the morphology... of foliar organs IV. The prophyll of *Carya buckleyi* var. *arkansana*. *Amer. J. Bot.*, **19**, 710-728.
— 1936. Leaf differentiation in Angiosperms. *Bot. Rev.*, **2**, 349-372.
Franke, M. 1896. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Stellaten. *Bot. Zeit.*, **54**, 33-60.
Fuchs, C. 1966. Observations sur l'extension en largeur du limbe foliaire du *Lupinus albus* L. *C. R. Acad. Sc. D*, **263**, 1212-1215.
Galinat, W. 1959. The phytomer in relation to floral homologies in the American *Maydeae*. *Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ.*, **19**, 1-32.
Gaudichaud, C. 1841. Recherches générales sur l'organographie... des végétaux. Paris. Aussi *in Mém. prés. div. Sav. Acad. Sc. Inst. Fr.*, **6**, 1-130, 1843.
Gavaudan, P. 1959. Sur la signification de quelques formes foliaires et la théorie des gradients de sexualisation chez les Angiospermes. *Trav. Lab. Biol. végét. Fac. Sc. Poitiers*, **12**, 16 p.
Gavaudan, P. & Debraux, G. 1955. Révélation par l'acide 2-4 dichlorophénoxyacétique, chez *Lilium candidum* L., d'un caractère morphologique latent commun d'autres espèces du genre *Lilium*... *C. R. Acad. Sc.*, **241**, 236-238.
Gavaudan, P., Debraux, G. & Bonnenfant, A. 1953. La gamocotylie expérimentale. *C. R. Trav. Lab. Biol. végét. Fac. Sc. Poitiers*, **4**, 9 p.
Gavaudan, P. & Dupuy, P. 1965 a. Analyse, par l'action de l'acide 2-4 dichlorophénoxyacétique, des potentialités morphologiques latentes du *Lilium candidum* L. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, 2296-2300.
— 1965 b. Sur l'expression de l'intersexualité dans les étamines tératologiques et normales des Angiospermes. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, 4568-4571.
Gay, J. 1858. Recherches sur les Amaryllidacées I. Esquisse monographique des Narcissées à couronne rudimentaire. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e sér., **10**, 75-109.
Gelius, L. 1967. Studien zur Entwicklungsgeschichte an Blüten der Saxifragales *sensu lato*... *Bot. Jahrb.*, **67**, 253-303.
Gerber, C. 1900. Recherches sur le nombre des feuilles carpellaires qui entrent dans la constitution du gynécée des Crucifères. *Bull. Sc. Fr. Belg.*, **38**, 493-521.
Gerresheim, E. 1913. Ueber den anatomischen Bau und damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserhahnen in Fiederblätter der Dicotyledonen. *Biblioth. bot.*, **81**, 67 p.
Gibelli, G. 1876. Di una singolare struttura delle foglie nelle Empetraceae. *Nuovo Giorn. bot. ital.*, **8**, 49-60.
Glück, H. 1902. Die Stipulargebilde der Monocotyledonen. *Verhandl. naturhist.-mediz. Ver. Heidelberg*, n. R., **7**, 96 p.
— 1919. *Blatt- und blütenmorphologische Studien...* Jena.
Goebel, K. 1913. *Organographie der Pflanzen...*, 2e éd., **1**. Jena.
— 1923. *Organographie der Pflanzen...*, 2e éd., **3**. Jena.
— 1932. *Organographie der Pflanzen...*, 3e éd., **3**. Jena.
Gravis, A. 1891. Recherches sur le *Tradescantia virginica* L. *Mém. cour. Mém. Sav. étr. Acad. roy. Belgique*, **57**, 304 p.

Source : MNHN, Paris

GRÉLOT, P. 1898. Recherches sur le système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e sér., **5**, 1-154.
GRIFFITHS, A. M. & MALINS, M. E. 1929-1934. The unit of shoot growth in Dicotyledons. *Proc. Leeds phil. lit. Soc. (sc. Sect.)*, **2**, 125-139.
GRUBER, G. 1882. *Anatomie und Entwicklung des Blattes von* Empetrum nigrum *und ähnlicher Blattformen einiger Ericaceen*. Thèse. Königsberg.
GUÉNÈS, M. 1964 a. Sur l'interprétation morphologique du placenta des Solanacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **111**, 135-139.
— 1964 b. Remarques sur la placentation des Orobanchacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **111**, 257-261.
— 1964 c. Sépale, pétale et feuille végétative chez le *Convolvulus arvensis* L. *C. R. Acad. Sc.*, **259**, 4350-4353.
— 1964 d. Le gynécée des crucifères. Septum et stigmates. *C. R. Acad. Sc.*, **259**, 2292-2294.
— 1965 a. Remarques sur la notion de carpelle condupliqué. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **112**, 54-68.
— 1965 b. Les formations ligulaires des pétales des Caryophyllacées Silénoïdées... *Bull. Soc. bot. Fr.*, **112**, 164-179.
— 1965 c. Homologies des pièces florales chez *Tulipa gesneriana* L. *Rev. gén. Bot.*, **72**, 289-334.
— 1965 d. Sur la morphologie des stamino-carpelles. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, 2064-2067.
— 1965 e. La notion de replum et la morphologie du carpelle. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, 6671-6674.
— 1965 f. L'étamine extrorse de *l'Escholtzia californica*... *C. R. Acad. Sc.*, **261**, 777-780.
— 1965 g. Tépale et feuille végétative chez *Tulipa gesneriana* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **112**, 412-427.
— 1965 h. *Le gynécée des Crucifères. Son interprétation d'après les données tératologiques*. Dipl. Ét. sup. Paris. Dactylogr.
— 1966 a. Stamen, carpel and ovule. The teratological approach to their interpretation. *Adv. Front. Pl. Sc.* (India), **14**, 43-108.
— 1966 b. Stamen, tepal and corona in Narcissus. *Adv. Front. Pl. Sc.* (India), **16**, 113-136.
— 1966 c. Homologies du carpelle et de l'étamine chez *Tulipa gesneriana* L. *Öst. bot. Zeitschr.*, **113**, 47-83.
— 1966 d. The location of the transmitting and receptive tissues in... *Nigella damascena* L... *Flora B*, **156**, 395-407.
— 1966 e. Le carpelle de *Prunus paniculata* THUNB... *Flora B*, **156**, 464-499.
— 1966 f. Remarques sur la morphologie de la feuille de *Ginkgo biloba* L. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **42**, 185-211.
— 1966 g. Réflexions sur la notion de carpelle pelté. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **42**, 393-423.
— 1966 h. La stipule ligulaire du *Drosera rotundifolia* L. *C. R. Acad. Sc.*, **263**, 963-966.
— 1967 a. Sépale, carpelle et feuille végétative chez *Trifolium repens* L. *Flora B*, **157**, 190-228.
— 1967 b. Stipules médianes et stipules ligulaires chez quelques Liliacées, Joncacées et Cypéracées. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **43**, 59-103.
— 1967 c. Sur la morphologie de la feuille de deux Dioscoréacées. *Phyton* (Austr.), **12**, 216-227.
— 1967 d. The cruciferous flower. *Adv. Front. Pl. Sc.* (India), **18**, 169-220.
— 1968 a. Contribution à la morphologie de la feuille de *Thalictrum*... *Beitr. Biol. Pflanzen*, **44**, 167-208.
— 1968 b. Univalence de la préfeuille de la Zébrine *Zebrina pendula* SCHNIZL. *C. R. Acad. Sc. D*, **266**, 1248-1250.
— 1968 c. La morphologie diplophylle de la feuille de *Symmeria paniculata* BENTH. *C. R. Acad. Sc. D*, **266**, 1385-1387.
— 1968 d. La préfeuille univalente de type *Ornithogalum* chez *Juncus lampocarpus* EHRH. *C. R. Acad. Sc. D*, **266**, 1652-1654.
— 1968 e. Homologies de l'étamine et du carpelle chez *Veronica longifolia* L. var. *subsessilis* MIQ. *Bot. Jahrb.*, **8**, 382-409.
— 1968 f. La vascularisation de la ligule du Riz. *Flora, B*, **158**, 297-300.
— 1968 g. Le carpelle et le gynécée de *Merremia angustifolia* HALL. *Cellule*, **67**, 137-161.
— 1968 h. Le périanthe et la feuille végétative de quelques Aristoloches. *Flora B*, **158**, 167-179.
— 1968 i. Le carpelle du Tulipier (*Liriodendron tulipifera* L.). *Öst. bot. Zeitschr.*, **115**, 372-378.
— 1968 j. La morphologie de l'étendard de quelques *Wisteria*. *Phyton* (Austr.), **13**, 45-52.
— 1968 k. Les pétales peltés des *Cleome* sect. *Cleome* subsect. *Simplicifoliae*. *C. R. Acad. Sc. D*, **267**, 1190-1192.
— 1968 l. Sur l'interprétation du coléoptile des Graminées. *C. R. Acad. Sc. D*, **267**, 306-308.
— 1969 a. Le carpelle et l'ovule d'*Aquilegia vulgaris* L. *Phytomorphology*, **19**, sous presse.
— 1969 b. Premières observations sur les stipules ligulaires de quelques Dicotylédones. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **45**, 313-327.
— 1969 c. Homologies de l'étamine et du carpelle chez *Papaver orientale* L. *C. R. Acad. Sc. D*, **268**, 926-929.
— 1969 d. La théorie de la Métamorphose en morphologie végétale. Des origines à GŒTHE et BATSCH. *Rev. Hist. Sc. Appl.*, **22**, 323-363.
— 1969 e. Nouvelles remarques sur l'architecture de la feuille. *C. R. Acad. Sc. D*, **268**, 2179-2182.
— 1969 f. Les cataphylles de l'*Acer platanoides* L. et les problèmes des cataphylles pétiolaires et de l'interprétation des stipules. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **46**, 73-96.
— 1969 g. La ligule de la feuille d'*Agrostis stolonifera* L. *C. R. Acad. Sc. D*, **268**, 1275-1278.
— 1969 h. La morphologie du stipe du carpophore chez quelques Polyporales et Pleurotacées. *Nova Hedwigia*, **18**, 271-281.
— 1970 a. Un problème de morphologie végétale : la pomme de Pin. *Sciences (Paris)*, **10**, 39-44.
— 1970 b. Modern plant anatomy. (Analyse de CUTLER, 1969), *Taxon*, **19**, 412-416.
— 1971 a. Carpel peltation and synearpy in *Coriaria ruscifolia* L. *New Phytol.*, **70**, 213-227.
— 1971 b. Les éperons stipulaires de la Glycine. *Öst. bot. Zeitschr.*, sous presse.
— 1972 a. Pétiole et base foliaire chez *Hedera helix* et quelques *Ribes*. *Cellule*, sous presse.

Source : MNHN, Paris

Guédès, M. 1972 b. La ligule des Bambous. Cas de *Phyllostachys viridi-glaucescens*. *Bot. Jahrb.*, sous presse.
— 1972 c. Stamen-carpel homologies. *Flora*, sous presse.
— 1972 d. La théorie de la métamorphose en morphologie végétale. La métamorphose et l'idée d'évolution chez Alex. Braun. *Rev. Hist. Sc., Appl.*, sous presse.
Guédès, M. & Dupuy, P. 1963. Dégradation des caractères diplophylle et pelté dans les pièces hermaphrodites de *Sempervivum tectorum*... *Bull. Soc. bot. Fr.*, **110**, 282-296.
— 1964. Transformations, au cours des virescences, d'ovules uni- et bitegminés... *C. R. Acad. Sc.*, **258**, 2168-2171.
— 1970. Further remarks on the leaflet theory of the ovule. *New Phytol.*, **69**, 1081-1092.
Guichard, A. 1928 a. Sur l'existence de faisceaux libéro-ligneux inverses dans la feuille de *Cladium*. *C. R. Acad. Sc.*, **187**, 509-511.
— 1928 b. Origine, parcours et torsion des faisceaux inverses du *Cladium*. *C. R. Acad. Sc.*, **187**, 567-569.
— 1929. Recherches d'ontogénie morphologique et anatomique sur la feuille végétative des Cypéracées. *Rev. bretonne Bot.* (Rennes), **1**, 1-117.
Guiet, M. C. 1972. Thèse Sc. nat. Poitiers. En préparation.
Guignard, J. L. 1961. Recherches sur l'embryogénie des Graminées... *Ann. Sc. nat. Bot.*, 12e sér., **2**, 491-610.
Guignard, J. L. & Mestre, J.-C. 1969. L'origine du cotylédon et du cône végétatif chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **116**, 207-214.
— 1970. L'embryon des Graminées. *Phytomorphology*, **20**, 190-197.
Guillaud, M. 1925. Sur la préfeuille des Graminées. Étude critique et nouvelles observations. *Bull. Soc. linn. Normandie. Trav. orig.*, 7e sér., **7**, 41-99.
Guillaumin, A. 1914. Recherches sur la constitution de l'ovaire des Géraniacées à fruit rostré. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e sér., **29**, 33-48.
Gumpenberg, O. von. 1924. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blumenblätter. *Bot. Archiv.*, **7**, 448-490.
Haccius, B. 1954. Embryologische und histogenetische Studien an « monokotylen Dikotylen » I. *Cloytonia virginica* L. *Öst. bot. Zeitschr.*, **101**, 285-303.
Haccius, B. & Fischer, E. 1959. Embryologische und histogenetische Studien an « monokotylen Dikotylen » III. *Anemone apennina* L. *Öst. bot. Zeitschr.*, **106**, 373-389.
Haccius, B. & Frey, G. 1965. Anomalien der pflanzlichen Embryo-Entwicklung nach Anwendung von 2. 4 D — haltigen Herbiziden. *Qualit. Plant. Mat. veget.*, **12**, 349-362.
Haccius, B. & Hartl-Baume, E. 1956. Embryologische und histogenetische Studien an « monokotylen Dikotylen » II. — *Pinguicula vulgaris* L. *und Pinguicula alpina* L. *Öst. bot. Zeitschr.*, **103**, 567-587.
Haccius, B. & Lakshmanan, K. K. 1966. Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledon und Sprossscheitel bei *Pistia stratiotes* und *Lemna gibba*... *Beitr. Biol. Pflanzen*, **42**, 425-443.
Haccius, B. & Trompeter, G. 1960. *Planta*, **54**, 166. Cité d'après B. Haccius et G. Frey, 1965.
Haccius, B. & Wilhelmi, D. 1966. Mutationen-kopierende Blüten-anomalien bei *Pisum sativum* nach Phenylborsäure-Behandlung. *Planta*, **69**, 288-291.
Hagemann, W. 1970. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jahrb.*, **90**, 297-413.
Hagerup, O. 1946-1949. Studies on the Empetraceae. *Kongl. danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd.*, **20** (5, 1946), 49 p.
— 1953. The morphology and systematics of the leaves in Ericales. *Phytomorphology*, **3**, 459-464.
— 1961. The perianth of *Aristolochia elegans* Mast. *Bull. Res. Counc. Israël*, **10 D**, 348-351.
Hanf, M. 1936. Vergleichende und entwicklungsgeschichtete Untersuchungen über... Griffel und Griffeläste. *Beih. bot. Zentralbl.*, **54 A**, 99-141.
Hara, N. 1956. Development of the leaf margin in the Ericaceae... *Bot. Mag.* (Japan), **69**, 442-446.
— 1957-1960. Structure of the vegetative shoot apex and development of the leaf in the Ericaceae and their allies. *Journ. Fac. Sc., Univ. Tokyo, 3. Bot.*, **7**, 367-450 (1958).
Harms, H. 1930. Bromeliaceae. *In die natürlichen Pflanzenfamilien... 2te... Auflage... von A. Engler*, **15 a**, 65-159.
Hartl, D. 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **37**, 241-330.
Hasselberg, G. B. E. 1939. Zur morphologie des vegetativen Sprosses der Loganiaceen. *Symb. bot. upsalienses*, **2** (3), VIII-170 p.
Heinricher, E. 1882. Beiträge zur Pflanzenteratologie. *Sitz.-Ber. math. naturw.-Cl. kais. Akad. Wiss.* (Austr.), **84**, 459-541.
Henry, H. 1846. Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntnis der Laubknospen... der Pflanzen. *Nova Acta Leop.-Carol. Akad. Naturf. Ver.*, **22**, 171-342.
Heslop-Harrison, J. 1963. Sex expression in flowering plants. *Brookhaven Symp. Biol.*, **16**, 109-125.
Hiepko, P. 1964. Das zentrifugale Androeceum der *Paeoniaceae*. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **77**, 427-435.
— 1965. Vergleichend-morphologische... Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. *Bot. Jahrb.*, **84**, 359-426.
Hofmeister, W. 1862. *On the germination, development and fructification of the higher Cryptogamia*... Londres.
— 1868. *Handbuch der physiologischen Botanik... erster Band. Zweite Abteilung... Allgemeine Morphologie der Gewächse*... Leipzig.
Hunt, K. W. 1937. A study of the style and stigma... *Amer. J. Bot.*, **24**, 288-295.
Hutchinson, J. 1964. *The genera of flowering plants...*, **1**, Oxford.
Irmisch, T. 1852. Über einige Fumariaceen. *Abhandl.-Naturforsch. Ges. Halle*, **6**, 195-316.

Source : MNHN, Paris

Irmisch, T. 1857. Über *Lathyrus tuberosus* und einige andere Papilionaceen. *t.Bo Zeit.*, **17**, 57-63, 65-72, 77-84.
Jaeger, I. 1961. Vergleichend-morphologische Untersuchungen des Gefässbündel-systems peltater Nektar- und Kronblätter... *Öst. bot. Zeitschr.*, **108**, 433-504.
— 1963 a. Die hypopeltaten Korollblätter von *Malus prunifolia*. *Öst. bot. Zeitschr.*, **110**, 20-32.
— 1963 b. Die hypopeltaten Sepalen von *Viola arvensis* und *Viola mirabilis*. *Öst. bot. Zeitschr.*, **110**, 417-427.
Kaplan, D. R. 1970. Comparative development and morphological interpretation of 'rachis-leaves' in Umbelleferae. In *New research in plant anatomy*, ed. by N. K. B. Robson..., Londres, 101-126.
Kaufholz, E. 1888. *Beitrage zur Morphologie der Keimpflanzen*. Thèse. Rostock.
Kerner von Marilaun, A. 1894. *The natural history of plants...* (translated) *from the German... by F. W. Oliver...*, **1**, Londres.
Klebs, G. 1881-1885. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. *Arb. bot. Inst. Tübingen*, **1**, 536-635.
Kühn, G. 1928. Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen. *Bot. Jahrb.*, **61**, 325-385.
Laroche, J., Faille, A. & Fourcroy, M. 1966. Documents nouveaux sur le mode d'édification... du sporophyte d'*Asplenium ruta muraria* L. *Cellule*, **66**, 255-270.
Laroche, J. & Faille, A. 1967. Deux systèmes autonomes caractérisent la vascularisation du... sporophyte d'*Asplenium ruta-muraria* L. *C. R. Acad. Sc. D*, **264**, 1278-1281.
Lecocq, M. 1966. Variations morphologiques des fleurs doubles chez le *Begonia tuberhybrida* Voss. I. Fleurs mâles. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **113**, 161-173.
Leinfellner, W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynoezeums. *Öst. bot. Zeitschr.*, **97**, 403-436.
— 1951. Die U-förmige Plazenta als Plazentationstypus der Angiospermen. *Öst. bot. Zeitschr.*, **98**, 338-358.
— 1952 a. Zur Homologisierung der Querzonen an unifazialen Laub- und Kelchblättern. *Öst. bot. Zeitschr.*, **99**, 404-408.
— 1952 b. Die Homologien zwischen den Kelch- und Laubblättern der Mesembryanthemeen. *Öst. bot. Zeitschr.*, **99**, 295-317.
— 1954. Die petaloiden Staubblätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. *Öst. Bot. Zeitschr.*, **101**, 373-406.
— 1955. Beiträge zur Kronblattmorphologie IV. — Unifaziale Vorläuferspitzen... *Öst. bot. Zeitschr.*, **102**, 73-79.
— 1956 a. Medianstipulierte Staubblätter. *Öst. bot. Zeitschr.*, **103**, 24-43.
— 1956 b. Die blattartig flachen Staubblätter... *Öst. bot. Zeitschr.*, **103**, 247-290.
— 1956 c. Inwieweit kommt der peltat-diplophylle Bau des Angiospermen-Staubblattes in dessen Leitbündelanordnung zum Ausdruck. *Öst. bot. Zeitschr.*, **103**, 381-399.
— 1957. Die augenfällige Diplophyllie der Violaceen-Anthere. *Öst. bot. Zeitschr.*, **104**, 209-227.
— 1958. Über die peltaten Kronblätter des Sapindaceen. *Öst. bot. Zeitschr.*, **105**, 443-514.
— 1959 a. Die falschen Rollblätter der Frankeniaceen, in Vergleich gesetzt mit jenen der Ericaceen. *Öst. bot. Zeitschr.*, **106**, 325-351.
— 1959 b. Über die röhrenförmige Nektarschuppe... verschiedener *Ranunculus* und *Batrachium*-Arten. *Öst. bot. Zeitschr.*, **108**, 88-103.
— 1960. Petaloid-verbildete Staubblätter von Narcissus... *Öst. bot. Zeitschr.*, **107**, 39-44.
— 1962. Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata*. I. Zu Karpellen verbildete Staubblätter. *Öst. bot. Zeitschr.*, **109**, 1-17.
— 1963. Das Perigon der Liliaceen ist staminaler Herkunft. *Öst. bot. Zeitschr.*, **110**, 448-467.
— 1965-1966. Wie sind die Wintercaceen-Karpelle tatsächlich gebaut I-III. *Öst. bot. Zeitschr.*, **112**, 554-575 ; **113**, 84-95, 245-264.
— 1967. Über die Karpelle verschiedener Magnoliales IV. *Magnolia* und *Michelia* (Magnoliaceae). *Öst. bot. Zeitschr.*, **114**, 73-83.
Leins, P. 1963. Entwicklungsgeschichtliche Studien an Ericales-Blüten. *Bot. Jahrb.*, **83**, 57-88.
— 1964 a. Die frühe Blütenentwicklung von *Hypericum*... *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **77**, 112-123.
— 1964 b. Das zentripetale und zentrifugale Androeceum. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **77**, *Sondernumm.*, 22-26.
— 1965. Die Inflorescenz und frühe Blütenentwicklung von *Melaleuca nesophylla*... *Planta*, **65**, 195-204.
— 1967. Die frühe Blütenentwicklung von *Aegle marmelos* (Rutaceae). *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **80**, 320-325.
Leppik, E. E. 1961. Phyllotaxis, anthotaxis and semataxis. *Acta biotheoret.*, **14**, 1-28.
Lestiboudois, T. 1840. *Études sur l'anatomie et la physiologie des végétaux*. Paris-Lille.
Levier, E. 1884. Les Tulipes de l'Europe. *Bull. soc. Sc. nat. Neuchâtel*, **14**, 1-119.
Ljungstroem, E. 1882-1883. Bladets bygnad inom familjer *Ericineae*. *Acte Univ. Lund. Lunds. Univ. Arsskr. 4* : *Math. Naturvet.*, **19** (4), 47 p.
Loefling, P. 1749. *Gemmae arborum*. Thèse. Upsal. Aussi *in C. A. Linné, Amoenitates Academiae...*, **2**, 3e éd., Erlangen, 1787, p. 182-224.
Loiseau, J. E. 1959. Observation et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, IIe sér., **20**, 1-214.
— 1969. *La phyllotaxie*. Paris.
Lonay, H. 1902. Recherches anatomiques sur les feuilles de l'*Ornithogalum caudatum* Ait. *Mém. Soc. roy. Sc. Liège*, 3e sér., **4**, 1-82.
Lorch, J. 1959. The perianth of *Aristolochia*. A new interpretation. *Evolution*, **13**, 415-416.

Source : MNHN, Paris

Lorch, J. 1963. The carpel. A case history of an idea and a term. *Centaurus*, **8**, 269-291.
Louis, J. 1935. L'ontogenèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylédones et des Gymnospermes. *Cellule*, **44**, 87-102.
Lubbock, J. 1892. *A contribution to our knowledge of seedlings...*, 2 vol., Londres.
McClure, F. A. 1966. *The Bamboos...* Cambridge (U. S. A.).
Majumdar, G. P. 1942. The organization of the shoot in *Heracleum... Ann. Bot.*, n. s., **6**, 49-81.
— 1947. Growth unit or the phyton in Dicotyledons... *Bull. bot. Soc. Bengal*, **1**, 61-66.
— 1956. Stipules, stipels, ligules and leaf-sheath. *Proc. indian Acad. Sc. B*, **43**, 9-22.
— 1957. The shoot apex of higher plants : its morphology and phylogeny. *J. asiat. Soc.*, **23**, 39-62.
Majumdar, G. P. & Pal, P. 1958. The stipules of the Rubiaceae. A review. *Trans. Bose Res. Instit.* (India), **22**, 57-68.
Mansion, A. 1897. Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Le genre *Thalictrum*. *Arch. Instit. bot. Univ. Liège*, **1** (2), 104 p.
Markgraf, F. 1956. Über Laubblatt-Homologien... bei Sarraceniales. *Planta*, **46**, 414-446.
Meeuse, A. D. J. 1966. The homology concept in phytomorphology. Some moot points. *Acta bot. neerl.*, **15**, 451-476.
Meyer, E. 1832. Die Metamorphose der Pflanze und ihre Widersacher. *Linnaea*, **7**, 401-460.
Micheels, H. 1900. Contribution à l'étude anatomique... chez *Carludovica plicata* Kl. *Arch. Instit. bot. Univ. Liège*, **2**, 110 p.
Mirbel, C. F. B. 1830. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétal. *Mém. Acad. Sc.* (Paris), **2**, 609-684.
Moebius, M. 1884. Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen Eryngien. *Jahrb. wiss. Bot.*, **14**, 379-425.
— 1886. Weitere Untersuchungen über monokotylenähnliche Eryngien. *Jahrb. wiss. Bot.*, **17**, 581-621.
Mohl, H. 1836. Beobachtungen über die Umwandlung von Antheren in Carpelle. *Flora*, **19**, 513-528, 529-543, 545-558.
— 1845. Über die Bedeutung der untern Blumenspelze der Gräser. *Bot. Zeit.*, **3**, 33-37.
Molliard, M. 1896 a. Sur la formation du pollen dans les ovules du *Petunia hybrida*. *Rev. gén. Bot.*, **8**, 49-59.
— 1896 b. Homologie du massif pollinique et de l'ovule. *Rev. gén. Bot.*, **8**, 273-283.
Moquin-Tandon, A. 1826. *Essai sur les dédoublements ou multiplications d'organes dans les végétaux*. Montpellier.
Moreau, F. 1913. La signification de la couronne des Narcisses... *Bull. Soc. bot. Fr.*, **60**, 426-430.
Morf, E. 1950. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Saxifrafaceen. *Ber. schweiz. bot. Ges.*, **60**, 516-590.
Mori, A. 1883. Ancora sulla struttura delle foglie delle Ericaceae. *Nuovo Giorn. bot. Ital.*, **15**, 278-281.
Morren, C. 1850. Coryphyllie d'un *Gesneria*, genre de monstruosité où la feuille termine l'axe végétal. *Bull. Acad. roy. Sc. Lettr. Beaux-Arts Belgique*, **17**, 385-387. Aussi *in* C. Morren, *Lobelia...*, Bruxelles, 1851, p. 107-110.
— 1853. De la nature des couronnes... chez les Narcisses. *Bull. Acad. roy. Sc. Lettr. Beaux-Arts Belgique*, **20**, 264-272. Aussi *in* C. Morren, *Clusia...*, Liège, 1852-1874, p. 163-172.
Müller, E. 1870. Umwandlung von Staubgefässen in Stempel bei *Begonia... Bot. Zeit.*, **28**, 149-153.
Müller, J. 1857. Notice sur la nature des anthères d'après une monstruosité du *Jatropha pohliana... Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **17** (1), 449-453.
Müller-Hoefs, E. 1944. Die Nervatur der Nieder- und Hochblätter. *Bot. Archiv.*, **45**, 1-92.
Müllerot, M. 1940. Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Zwischenfieder- und Stipellenbildung. *Bot. Arch.*, **40**, 258-288.
Murbeck, S. 1912. Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen. *Kungl. svenska Vetenskapsakad. Handl.*, **50** (1), 168 p.
— 1941. Untersuchungen über das Androceum der Rosaceen. *Lunds. Univ. Arsskr.*, n. R. 2, **37** (7), 56 p.
Neumann, R. 1854. Über *antherae anticae* und *posticae* und deren Übergänge ineinander. *Bot. Zeit.*, **12**, 353-404.
Neville, P. 1964. Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille chez *Gleditschia triacanthos* L. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 12e sér., **5**, 785-798.
— 1970. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. VI. Corrélations contrôlant la forme des premières feuilles des bourgeons axillaires. *Rev. gén. Bot.*, **77**, 409-428.
Newmann, I. V. 1936. Studies in the Australian Acacias VI. — The meristematic activity of the floral apex of *Acacia longifolia* and *Acacia suaveolens* as a histogenetic study of the ontogeny of the carpel. *Proc. linn. Soc. New South Wales*, **61**, 56-88.
— 1936 b. Ontogeny of the angiospermous carpel. *Nature*, **137**, 70-71.
Nitschke, T. 1860. Wachstumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnentaues. *Bot. Zeit.*, **18**, 57-61, 65-69.
— 1861. Morphologie des Blattes von *Drosera rotundifolia* L. *Bot. Zeit.*, **19**, 145-151.
Noack, K. L. 1922. Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien... *Jahrb. wiss. Bot.*, **61**, 459-534.
Norman, J. 1857. *Quelques observations de morphologie végétale...* Christiania. Aussi *in Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e sér., **9**, 105-141, mais sans les planches.
Nougarède, A. 1965. Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. *In* [Mélanges L. Plantefol], Paris, p. 171-340.
Nygren, A. 1967. Apomixis in the Angiosperms. *In* W. Ruhlann, éd. *Encyclopedia of plant physiology... Handbuch der Pflanzenphysiologie...*, **17**, Berlin, p. 551-596.
Orth, R. 1942. Über den morphologischen Wert der *Smilax*-Ranken. *Bot. Archiv.*, **44**, 70-101.

Source : MNHN, Paris

PARKIN, J. 1923. The strobilus theory of Angiosperm descent. *Proc. linn. Soc. London*, **135**, 51-64.
PAX, F. 1882. Beobachtungen an einigen Antholysen. *Flora*, **65**, 209-221.
PAX, F. & HOFFMAN, K. 1930. Amaryllidaceae. *In die natürlichen Pflanzenfamilien... 2te Auflage... von A. Engler*, **15 a**, Leipzig, p. 391-430.
PAYER, J. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris. Réimpr. Weinheim, 1967.
PENZIG, O. 1882. Über vergrünte Eichen von *Scrophularia vernalis* L. *Flora*, **65**, 33-45.
PETIT, L. 1887 a. *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée...* Thèse Sc. nat. Paris, et *Mém. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux*, 3e sér., **3**, 217-404.
— 1889. Nouvelles recherches sur le pétiole des Phanérogames. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, **43**, 11-60.
PHILIPSON, W. R. 1934. The morphology of the lemna in grasses. *New Phytol.*, **33**, 359-371.
— 1935. The development and morphology of the ligule in grasses. *New Phytol.*, **34**, 310-325.
— 1963. Vascular patterns in Dicotyledons. *Bot. Rev.*, **29**, 382-404.
PLANTEFOL, L. 1965. A propos d'une note récente de M. GUÉDÈS. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, 945-949.
POST, D. 1958. Studies in Gentianaceae I. Nodal anatomy in *Frasera* and *Swertia perennis*. *Bot. Gaz.*, **120**, 1-14.
POTONIÉ, H. 1912. *Grundlinien der Pflanzenmorphologie...* Iéna.
PRANTL, K. 1883. Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter... *Ber. deutsch. Bot. Ges.*, **1**, 280-288.
PRAY, T. R. 1963. Origin of vein endings in Angiosperm leaves. *Phytomorphology*, **13**, 60-81.
PRIESTLEY, J. H. & SCOTT, L. I. 1932. Phyllotaxis in the Dicotyledons from the standpoint of developmental anatomy. *Biol. Rev.*, **7**, 241-268.
— 1935-1940. Leaf venation and leaf trace in Monocotyledons. *Proc. Leeds phil. lit. Soc. (sc. Sect.)*, **3**, 305-324.
PRIESTLEY, J. H., SCOTT, L. I. & GILLET, E. C. 1935. The development of the shoot in *Alstroemeria* and the unit of shoot growth in Monocotyledons. *Ann. Bot.*, **49**, 161-179.
PURI, V. 1941. Studies in floral anatomy I. Gynaecium constitution in the Cruciferae. *Proc. indian Acad. Sc. B*, **14**, 166-187.
— 1945. Studies in floral anatomy III. On the origin and orientation of placental strands. *Proc. nat. Acad. Sc. B*, **6**, 74-91.
QUÉVA, C. 1894. *Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées*. Thèse Sc. nat. Paris, et *Mém. Soc. Sc. Lille*, **20**, 1984, 1-457.
RAINIO, A. J. 1927. Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*. *Suom. eloinkasvitiliet. Seur. Vanamon Julk... Ann. Soc. zool. bot. fenn. Vanamo*, **5**, 165-276.
RAUH, W. 1942. Über die Blattbildung von *Discopleura capillacea*. *Bot. Arch.*, **44**, 8-27.
REISSEK, S. 1843. Über das Wesen der Keimknospe. *Linnaea*, **17**, 656-670.
RIPPEL, A. 1913. Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahne der Dicotylen-Laubblätter... *Biblioth. bot.*, **82**, 74 p.
ROHWEDER, O. 1959. Über verlaubte Blüten von *Barbarea vulgaris* R. BR... *Flora*, **148**, 255-282.
— 1963. Anatomische und histogenetische Untersuchungen an Laubsprossen und Blüten der Commelinaceen. *Bot. Jahrb.*, **82**, 1-90.
— 1966. Centrospermen-Studien III. Blütenentwicklung und Blütenbau bei Silenoideen (Caryophyllaceae). *Bot. Jahrb.*, **86**, 130-185.
— 1967. Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. *Ber. schweiz. bot. Ges.*, **77**, 376-432.
ROHWEDER, O. & TREU-KOENE, E. 1971. Bau und Bedeutung der Infloreszenz von *Houttuynia cordata* THUNB. *Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich*, **116**, 195-212.
ROSS, H. 1892-1893. Anatomia comparata delle foglie delle Iridee. *Malpighia*, **8**, 90-116 ; **7**, 345-390.
ROTH, I. 1956. Die Histogenese der Integumente von *Capsella bursa-pastoris* und ihre morphologische Deutung. *Flora*, **145**, 212-235.
RÜTER, E. 1918. Über Vorblattbildung bei Monocotylen. *Flora*, **110**, 193-261.
SAHA, B. 1954. Morpbology of the ligule and sickles of *Oryza sativa* L. *Bull. bot. Soc. Bengal*, **8**, 49-52.
SAINT-HILAIRE, A. DE. 1841. *Leçons de botanique...* Paris.
SAMPSON, F. B. & KAPLAN, D. R. 1970. Origin and development of tbe terminal carpel in *Pseudowintera traversii*. *Amer. J. Bot.*, **57**, 1185-1196.
SAUER, H. 1933. Blüte und Früchte der Oxalidaceen, Linaceen, Geraniaceen, Tropaeolaceen und Balsaminaceen. *Planta*, **19**, 417-481.
SAUNDERS, E. R. 1923. The leaf-skin theory of tbe stem. *Ann. Bot.*, **36**, 135-165.
— 1933. A study of *Veronica* from the viewpoint of certain floral characters. *J. linn. Soc. London Bot.*, **49**, 453-493.
SAVELLI, R. 1921-1922. Contribuzione allo studio della pistillodia ovulare. *Ann. Botanica*, **15**, 1-27.
SCHACHT, H. 1865. *Le microscope et... l'anatomie végétale. Traduction... par... J. Dalimier...* Paris-Leipzig-Berlin.
SCHAEFFER, B. 1890. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtkotens und der Placenten. *Flora*, **73**, 62-104.
SCHAEFFER, H. 1942. Die Hohlschuppen der Boraginaceen. *Bot. Johrb.*, **72**, 303-346.
SCHAEPPI, H. 1939. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Staubblättern der Monocotyledonen. *Nova Acta leopold.*, n. R., **6**, 389-447.
SCHAEPPI, H. & FRANK, K. 1962. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Karpellgestaltung... bei Anemoneen. *Bot. Jahrb.*, **81**, 337-357.
SCHAEPPI, H. & STEINDL, F. 1950. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Rosoideen. *Ber. schweiz. bot. Ges.*, **60**, 15-50.

Source : MNHN, Paris

Schenk, W. 1942. Morphologisch-anatomische Untersuchungen an der Gattung *Streptocarpus* Lindl. *Bot. Arch.*, **44**, 217-284.
Schiller, J. 1903. Untersuchungen über Stipularbildungen. *Sitz.-Ber. kais. Akad. Wiss. Math. nat. Kl.* (Austr.), **112**, 793-819.
Schimper, K. F. 1837. *Verhandl. allg. schweiz. Ges. ges. Naturw.*, **21**, 113. Cité d'après W. Troll, 1939.
Schleiden, M. J. 1859. *La plante et sa vie... traduit... par M. Scheidweiler...* Paris-Bruxelles.
Schnell, R., Cusset G. & Quenum, M. 1963. Contribution à l'étude des glandes extra-florales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev. gén. bot.*, **70**, 269-342.
Schoute, J. C. 1932. On phytonism. *Rec. Trav. bot. néerl.*, **28**, 82-96.
Schroedinger, R. 1914. Das Laubblatt der Ranunculaceen. *Abhandl. zool. bot. Ges. Wien.*, **8** (2), 72 p.
Schulze, G. M. 1934. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Laubknospen und Blättern australischer und neusseeländischer Pflanzen. *Repert. Spec. nov. Regni veget. Beih.*, **76**, 33-64.
— 1935. Zur Morphologie der Knospenschuppe. *Repert. Spec. nov. Regni veget. Beih.*, **81**, 170-171.
Schuster, W. 1910. Zur Kenntnis der Aderung des Monocotylenblattes. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **28**, 268-278.
Sculthorpe, C. D. 1967. *The biology of aquatic vascular plants.* Londres.
Sinnott, E. W. & Bailey, I. W. 1914. Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. 3. Nodal anatomy and the morphology of stipules... *Amer. J. Bot.*, **1**, 441-453.
Slavikovà, Z. 1965. Zur Morphologie der Kronblätter und der Übergange zwischen Kron- und Staubblättern von *Ranunculus auricomus* L... *Preslia* (Czech.), **37**, 429-437.
Solereder, H. 1899. *Systematische Anatomie der Dicotyledonen...* Stuttgart.
Souèges, R. 1954. L'origine du cône végétatif de la tige et la question de la « terminalité » du cotylédon des Monocotylédones. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11e sér., **15**, 1-19.
Sparks, P. D. & Postlethwait, S. N. 1967. Comparative morphogenesis of the dimorphic leaves of *Cyamopsis tetragonoloba*. *Amer. J. Bot.*, **54**, 281-285.
Sprecher, A. 1907. *Le* Ginkgo biloba L... Thèse Sc. nat. Genève.
Sprotte, K. 1940. Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. *Bot. Archiv.*, **40**, 463-506.
Steinemann, W. 1947. *Das Heidekraut* Calluna vulgaris (L.) Hull... Hambourg.
Sterling, C. 1953. Vascularization of normal and foliate carpels of *Prunus lauro-cerasus*. *Bot. Gaz.*, **115**, 196-199.
— 1964-1966. Comparative morphology of the carpel in the Rosaceae, I-VII. *Amer. J. Bot.*, **51**, 36-44, 354-360, 705-712 ; **52**, 47-54, 418-426, 938-946 ; **53**, 225-231.
Swamy, B. G. L. 1966. The origin and organization of the embryonic shoot apex in *Eichhornia crassipes*. *Bull. Torrey bot. Club.*, **93**, 20-34.
Takhtadžjan, A. 1959. *Die Evolution der Angiosperm.* Iéna.
Tepfer, S. S. 1953. Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **25**, 513-648.
Thielke, C. 1956-1957. Über Differenzierungsvorgänge bei Cyperaceen, I. *Planta*, **48**, 564-577.
Thomasson, M. 1970. Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille du *Jasminum nudiflorum*. *Candollea*, **25**, 297-340.
Tiagi, B. 1951. Studies in the family Orobanchaceae. III. A contribution to the embryology of *Orobanche cernua*... *Phytomorphology*, **1**, 158-169.
Tiagi, B. & Sankhla, N. S. 1963. Studies in the family Orobanchaceae. V. A contribution to the study of *Orobanche lucorum*. *Bot. Mag.* (Japan), **76**, 81-88.
Tillson, A. H. & Bamford, R. 1938. The floral anatomy of the Aurantioideae. *Amer. J. Bot.*, **25**, 780-793.
Tran Thi Tuyet Hoa & Cusset, G. 1966. Précisions sur la ligule d'*Oryza sativa* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113**, 152-160.
Trécul, A. 1853. Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3e sér., **20**, 235-314.
Troll, W. 1928. *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte.* Berlin.
— 1932 a. Morphologie der schildförmigen Blätter. *Planta*, **17**, 153-314.
— 1932 b. Über Diplophyllie und verwandte Erscheinungen in der Blattbildung. *Planta*, **15**, 355-406.
— 1934. Über den Bau der Rhachis und seinen Einfluss auf die Spreitenbildung von Fiederblättern. *Planta*, **22**, 80-108.
— 1935. Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. *Nova Acta leopold.*, n. R., **2**, 315-455.
— 1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, **1**. *Vegetationsorgane*, **1**, Berlin.
— 1939. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, **1**. *Vegetationsorgane*, **2**, Berlin.
— 1950. Über die Gestaltung der Kotyledonen von *Tilia* und *Lepidium sativum*. *Planta*, **38**, 12-35.
— 1954. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, **1**, Iéna.
— 1955. Über den morphologischen Wert der sogenannten Vorläuferspitze. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **31**, 425-558.
— 1961. *Cochliostema odoratissimum* Lem. Organisation und Lebensweise... *Beitr. Biol. Pflanzen*, **36**, 325-389.
Troll, W. & Meyer, H. J. 1955. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. *Planta*, **46**, 286-360.
Troll, W. & Weber, H. 1953. Morphologie einschliesslich Anatomie. *Fortschr. Bot.*, **14**, 16-43.
— 1957. Morphologie einschliesslich Anatomie. *Fortschr. Bot.*, **19**, 18-27.
Tucker, S. C. 1959. Ontogeny of the inflorescence and the flower of *Drimys winteri*... *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **30**, 257-336.
Tucker, S. C. & Gifford, E. M. 1966. Carpel development in *Drimys lanceolata*. *Amer. J. Bot.*, **53**, 671-673.

Source : MNHN, Paris

TURPIN, P. J. F. 1837. *Atlas... accompagné... d'une esquisse d'organographie végétale...* In *Œuvres d'histoire naturelle... de Gœthe... traduites... par Ch. Martins...* Paris.
TYLER, A. A. 1898. The nature and origin of stipules. *Ann. New York Acad. Sc.*, **1**, 1-49.
USUI, H. 1957. Morphological studies on the prophyll of japanese Bamboos [en japonais, rés. angl.] *Bot. Mag.* (Japan), **70**, 223-227.
VAN HEEL, W. A. 1969. The synangial nature of pollen sacs... *Koninkl. nederl. Akad. Wetensch. Proc. C*, **72**, 172-206.
VAN TIEGHEM, P. 1869. Structure du pistil des Primulacées et des Théophrastées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5e sér., **12**, 329-339.
— 1875. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Mém. prés. div. Sav. Acad. Sc. Instit. imp. France*, **21**, 1-261.
— 1891. *Traité de botanique*, **1**, 2e éd., Paris.
— 1907. Sur les divers modes de placentation du carpelle. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e sér., **5**, 361-363.
VELENOVSKÝ, J. 1881. Über die vergrünte Eichen von *Alliaria officinalis* ANDRZ. *Flora*, **64**, 33-45.
— 1907. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, **2**, Prague.
VENKATA RAO, C. 1954. Evidence for the lateral position of the carpels in *Ochroma lagopus* Sw. *Sc. Cult.*, **19**, 352-353.
VIDAL, L. 1900. *Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales*. Thèse Sc. nat. Paris. Aussi *in Ann. Univ. Grenoble*, **12**.
WARDLAW, C. W. 1957. The floral meristem as a reaction system. *Proc. roy. Soc. Edinburgh*, **66**, 394-408.
— 1965. *Organization and evolution in plants*. Londres.
WARMING, E. 1878. De l'ovule. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e sér., **5**, 175-266.
WASSMER, A. 1955. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Blüten der Crassulaceen. *Arb. Inst. allg. Bot. Univ. Zürich A*, **7**, 112 p.
WATARI, S. 1936. Anatomical studies on the vascular system in the petioles of... *Acer... J. Fac. Sc. imp. Univ. Tokyo, 3. Bot.*, **5** (1), 1-73.
— 1939. Anatomical studies on the leaves of some saxifragaceous plants... *J. Fac. Sc. imp. Univ. Tokyo, 3. Bat.*, **5** (3), 195-316.
WEBER, H. 1936. Vergleichend-morphologische Studien über die sprossbürtige Bewurzelung. *Novo Acta leopold.*, n. R., **4**, 229-298.
— 1950. Über den morphologische Wert der Blumenblätter. *Phyton* (Austr.), **2**, 291-298.
WEBERLING, F. 1956. Morphologische... Untersuchungen über die Ausbildung des Unterblattes bei dicotylen Gewächsen. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **32**, 27-105.
— 1957. Weitere Untersuchungen zur Morphologie des Unterblattes bei den Dicotylen I-II. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **33**, 17-32.
— 1967. Nebenblattbildungen als systematischen Merkmal. *Naturwiss. Rundschau*, **20**, 518-525.
WEBERLING, F. & LEENHOUTS, P. W. 1965. Systematisch-morphologische Studien an Terebintbales-Familien... *Abhandl. mat. naturw. Kl. Akad. Wiss. lit.* (Mainz, Germ.), **1965**, 495-584.
WILSON, C. L. 1937. The phylogeny of the stamen. *Amer. J. Bot.*, **24**, 686-699.
— 1942. The telome theory and the origin of the stamen. *Amer. J. Bot.*, **29**, 759-764.
— 1950. Vascularization of the stamen in the Melastomaceae... *Amer. J. Bot.*, **37**, 431-444.
WINKLER, C. G. A. 1873 a. Übersicht über die Keimblätter der deutschen Dicotylen. *Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg*, **15**, 6-21.
— 1873 b. Nachträge und Berichtigungen zur Übersicht über die Keimblätter... *Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg*, **15**, 54-56.
— 1882. Beiträge zur Morphologie der Keimblätter. *Jahr. Ber. Schles. Ges. voterl. Cult.*, **59**, 319-323.
WOODSON, R. E. & MOORE, J. A. 1938. The vascular anatomy and comparative morphology of apocynaceous flowers. *Bull. Torrey bot. Club*, **55**, 135-166.
WOLFF, C. F. 1759. *Theoria generationis...* Halle.
— 1764. *Theorie von der Generation...* Berlin.
— 1966. *Theorie von der Gensration... Theoria generationis.* (Neudruck) *mit einer Einführung von Robert Herrlinger...* Hildesheim.
WORSDELL, W. C. 1904. The structure and morphology of the « ovule ». *Ann. Bot.*, **18**, 57-86.
— 1916. *Principles of plant teratology...*, **2**, Londres.
WYDLER, H. 1852. Über Verdoppelung der Blattspreite. *Flora*, **35**, 737-743.
ZIMMERMANN, W. 1938-1939. Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla* IV... *Flora*, **33**, 417-492.
— 1952. Main results of the telome theory. *Palaeobotanist*, **1**, 456-470.
— 1953. *Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse.* Fribourg-Munich.
— 1957. Phylogenie der Blüte. *Phyton* (Austr.), **7**, 162-182.
— 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen...*, 2e éd., Iéna.
— 1965. *Die Telomtheorie.* Fortschr. Evolutionsforch., **1**, Stuttgart.
— 1966. Kritische Beiträge zu einigen biologischen Problemen. VII. Die Hologenie. *Z. Pflanzenphysiol.*, **54**, 125-144.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE. N° 1.564.013.6.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris